# FLORA

## ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 31. BAND

DER GANZEN REIHE 131. BAND

2. HEFT

MIT 56 ABBILDUNGEN IM TEX

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1937

| Flora. N. F. Band 31 | Heft 2 | S. 129–261, Jena, 28. 1. 1937 |
|---|---|---|

## Inhaltsverzeichnis.


| | Seite |
|---|---|
| KÜRBIS, PAUL, Mykologische Untersuchungen über den Wurzelbereich der Esche (Fraxinus excelsior L.). Mit 17 Abbildungen im Text | 129—175 |
| GEITLER, LOTHAR, Über eine schwer benetzbare aërophytische Blaualge. Mit 1 Abbildung im Text | 176—181 |
| RENNER, O., Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Mit 20 Abbildungen im Text | 182—226 |
| RICHTER, WOLFRAM, Vorarbeiten zu einer Saprolegniaceenflora von Marburg. Mit 18 Abbildungen im Text | 227—262 |



*Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1937 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.*

*Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.*

*Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.*

*Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.*



*Verlag von Gustav Fischer in Jena* *Neue Auflage*

# Lehrbuch der Pharmakognosie für Hochschulen

Von

**Dr. George Karsten** und **Dr. Ulrich Weber**

o. ö. Professor emeritus an der Universität Halle a. S. — a. o. Professor an der Universität Würzburg

**Fünfte, vollständig umgearbeitete und vervollständigte Auflage von G. Karstens Lehrbuch der Pharmakognosie**

**Mit 574 zum Teil farbigen Abbildungen im Text**

VIII, 420 S. gr.8° 1937 Rmk 18.—, geb. 20.—

Inhalt: Historische Übersicht der Drogenkunde. / I. Thallophyten. / II. Pteridophyten. / III. Samenpflanzen: 1. Rhizome und Wurzeln. 2. Knollen. 3. Hölzer und Rinden. 4. Blattdrogen. 5. Kräuterdrogen. 6. Blüten. 7. Früchte und Samen. 8 Haare und Drüsenhaare. 9. Gallen. 10. Mehl und Stärke. 11. Zucker und Dextrin. 12. Manna, Gummi, Traganth. 13. Milchsäfte. 14. Extrakte. 15. Kampfer und Chrysarobin. 16. Harze. / Anhang: 1. Überblick über die wichtigeren Drogen aus dem Tierreich. 2. Einige wichtigere homöopathische Arzneimittel. 3. Tabelle zum Bestimmen der Pulver von Drogen aus dem Pflanzenreich. 4. Übersicht über die Stammpflanzen der Drogen. 5. Einteilung der Drogen nach chemischen Bestandteilen und ihrer Anwendung in Medizin und Pharmazie. / Register.

Für die fünfte Auflage dieses bekannten Lehrbuches ist an die Stelle des bisherigen Mitbearbeiters Wilhelm Benecke, der mit anderen Arbeiten stark belastet ist, Ulrich Weber eingetreten, der mitten im Lehrbetrieb steht und dadurch bei der Bearbeitung dem neuen Lehrplan für den Pharmakognosieunterricht in bester Weise Rechnung tragen konnte. Der darin neu eingeführte Lehrzweig „Analyse der aus grob zerschnittenen Drogen zusammengesetzten Teegemische" wurde durch Einfügung bezüglicher Hinweise berücksichtigt und einige in Teemischungen häufiger vorkommende Drogen sind neu aufgenommen und kurz beschrieben.

Auch auf die neue Bestimmung, die den Apothekern die Aufnahme der im „Homöopathischen Arzneibuch" von Willmar Schwabe enthaltenen Drogen zur Pflicht macht, wird in den entsprechenden Abschnitten der neuen Auflage eingegangen.

Nachlaß von Prof. N. Malta

# Mykologische Untersuchungen über den Wurz[illegible] der Esche (Fraxinus excelsior L.)[1].

Von **Paul Kürbis.**

(Aus dem Institut für Botanik und Technische Mykologie der Forstlichen Hochschule Hann.-Münden.)

Mit 17 Abbildungen im Text.

## I. Der heutige Stand der Rhizosphärenforschung.

### 1. Der Begriff Rhizosphäre.

Der Begriff Rhizosphäre ist von Hiltner (21) in die Literatur eingeführt worden. Es soll darunter der Raum um die Wurzel der höheren Pflanzen verstanden werden, der unter dem Einfluß der Wurzelausscheidungen steht. Hiltner glaubte, daß unter dem Einfluß der Wurzelausscheidungen sowohl qualitativ als quantitativ eine besonders zusammengesetzte Mikrobenflora entstünde.

Die Frage ist lange Gegenstand heftiger Diskussionen gewesen. Während einige Forscher, unter ihnen besonders Gottheil (16) keine festen Beziehungen zwischen Pflanze und Mikroben nachweisen konnten, vertraten andere lebhaft die Sondernatur der Rhizosphäre. Die wichtigste Literatur über diesen Gegenstand ist bei Gräf (17) und Starkey (48) zusammengestellt und zum größten Teil dort eingehend besprochen. Dank der neueren Rhizosphärenliteratur, die mit den Arbeiten Starkeys einen neuen Aufschwung erlebte und aus der besonders die Arbeiten von Káš (26) und Poschenrieder (40) hervorzuheben sind, läßt sich behaupten, daß die Ansicht Hiltners, wenigstens nach der quantitativen Seite hin, als gesichert anzusehen ist. Die neueren Arbeiten seien hier kurz besprochen, da aus ihnen Fragestellung und Untersuchungsmethodik der heutigen Rhizosphärenforschung am besten erhellt.

### 2. Die neueren Arbeiten zur Rhizosphärenfrage.

Starkey (48) kultivierte eine Anzahl von Pflanzen, vornehmlich Getreidearten, im Gewächshaus und im Feld. Während ihres Wachstums wurden periodische Beobachtungen über den Gehalt der Wurzelzone an Bakterien, Aktinomyceten, Pilzen, Organismen, die auf stickstofffreiem Mannitagar wuchsen, Organismen der Radiobaktergruppe und N-Bindern gemacht. Die Untersuchungen wurden in wurzelnahen und wurzelfreien Schichten durchgeführt. Die Ergebnisse der Arbeiten führten zu folgenden Schlüssen:

Die höheren Pflanzen haben eine deutliche Einwirkung auf die Population im Boden. Dieser Einfluß ist auf manche Organismen stärker als auf andere. Der

1) Erschienen als Dissertation der Forstlichen Hochschule Hann.-Münden.

deutlichste Einfluß wird auf die Radiobaktergruppe ausgeübt. Die durch den Einfluß der Pflanze entstandene Vermehrung der Zahl der Organismen schwankt zwischen 15 und mehreren Hunderten von Prozenten.

In den ersten Wachstumsstadien ist die Wirkung der Pflanze auf die Mikroben gering. Am stärksten tritt der Einfluß hervor, wenn die Pflanzen „have reached considerable size". Mit abnehmender Lebenskraft der Pflanze läßt die Wirkung nach.

Verschiedene Pflanzen beeinflussen die Organismenzahlen verschieden, z. B. Kartoffel nur wenig, Raps dagegen stark. Die Stärke des Einflusses hängt nicht ab von der Größe der Pflanze und der Wurzelentwicklung, sondern wahrscheinlich von Quantität und Qualität der Wurzelexkrete.

Gräf (17) konnte die Ergebnisse der Starkeyschen Untersuchungen bestätigen. Sie untersuchte den Einfluß von Roggen, Weizen, Winter- und Sommergerste, Rübsen, Pferdebohnen, Luzerne und Klee auf die Bakterien im Wurzelbereich und an der Wurzeloberfläche. Die Wurzeloberfläche nimmt sie aus dem Begriff Rhizosphäre heraus.

Die Gesamtbakterienzahlen und die Zahlen der Radiobaktergruppe waren in der Rhizosphäre höher als im Boden, am höchsten an der Wurzeloberfläche. Die Nitratassimilation war am höchsten an der Wurzeloberfläche, das Nitrifikationsvermögen am höchsten in der Rhizosphäre. Der Einfluß der Vegetationszeit machte sich besonders im Höhepunkt derselben geltend. Ein spezifischer Einfluß der Pflanzenart konnte überall nachgewiesen werden. Gräf erachtet die Verhältnisse in der Rhizosphäre für charakteristischer als die der Wurzeloberfläche.

Káš (26) fand eine höhere Intensität der N-Bindung in der Rhizosphäre, größere Vorräte an löslicher Phosphorsäure und stärkere Urbarmachung der Nährstoffe, des Gesamtstickstoffs und stärkere Zellulosezersetzung als im undurchwurzelten Boden. Káš fordert kontinuierliche biologische und chemische Analysen der Rhizosphäre während der Vegetationszeit.

Während Gräf, Starkey und Káš mehr die Leistungen der Bakterien in den Vordergrund ihrer Untersuchung stellen, versuchte Poschenrieder (40) die einzelnen Wurzelbakterienarten festzulegen. Er fand jedoch schon innerhalb von Vergleichskontrollen derselben Versuchsreihe große Schwankungen. Poschenrieder betont, daß es dabei „nicht ausgeschlossen ist, daß eine Anzahl solcher Kleinlebewesen in unseren künstlichen Nährmedien gar nicht wächst, sei es, daß ihre Wachstumsbedingungen unbekannt sind, sei es, daß sie nur im Verein mit irgendwelchen Symbionten, und zwar wiederum nur unter natürlichen Bedingungen, zu gedeihen vermögen" (S. 370).

Infolge dieser Schwierigkeiten beschränkte sich Poschenrieder darauf, die Verbreitung des Azotobakter im Wurzelbereiche zu verfolgen. Dabei zeigte sich, daß Azotobakter kein einer bestimmten Pflanzengattung angepaßtes, sondern ein gewöhnliches allgemein verbreitetes Wurzelbakterium ist. Im Herbst wurde das Bakterium in den Wurzelzonen nicht mehr vorgefunden. Diese Erscheinung wird erklärt durch die Annahme, daß im Herbst andere Bakterien in den Wurzelbereich vordringen, besonders wohl Fäulnisbakterien.

Den Begriff Rhizosphäre zerlegt Poschenrieder in engere und weitere Rhizosphäre. Unter weiterer Rhizosphäre versteht er die den Wurzeln anhaftende Erde, während er als Bewohner der engeren Rhizosphäre diejenigen Organismen ansieht, die nach Reinigung der Wurzeln von Erdteilchen isoliert werden können.

### 3. Kritik und neue Forschungsrichtung.

Überblickt man die bisherigen Angaben über die Rhizosphäre höherer Pflanzen, so fällt auf, daß fast sämtliche Untersuchungen quantitativer Natur sind und nur die Rhizosphäre landwirtschaftlicher Pflanzen zum Gegenstand haben. Diese Tatsache erfordert eine Ergänzung der Arbeiten auch auf nichtlandwirtschaftlich genutzte Pflanzen, die schon zum Teil bei Poschenrieder zu finden ist. Besonders aber istdie Untersuchung von Bäumen und Sträuchern in dieser Richtung zu fordern. Hier hat Starkey schon begonnen, indem er Untersuchungen über die Rhizosphäre des Apfelbaumes ausführte. Die Fragen der Rhizosphäre sind fast ausschließlich nach der bakteriologischen Seite hin bearbeitet worden. Diese rein bakteriologische Betrachtung der Frage bedarf einer Ergänzung nach der mykologischen Seite.

Als weitere Tatsache geht aus der angeführten Literatur hervor, daß die Erforschung der gesamten Rhizosphärenflora nach Arten und Einzelleistungen auf so große methodische Schwierigkeiten stößt, daß sich eine Beschränkung stets nötig machte, sei es auf einzelne Organismengruppen, sei es auf einzelne Leistungsarten. Auch die Beschränkung auf gewisse Nährmedien macht sich nötig, da sonst die Vergleichbarkeit der Ergebnisse gefährdet wird. Die von Káš geforderte genaue biologische und chemische Analyse der Rhizosphäre ist zwar ein erstrebenswertes Ziel, aber wegen der sich ergebenden methodischen Schwierigkeiten nur dann von Erfolg begleitet, wenn sie unter Aufwendung erheblicher Mittel und mit Hilfe eines größeren Kreises von technischen Hilfskräften durchgeführt wird. Vorläufige Untersuchungen müssen sich deshalb, wenn ihnen diese Mittel nicht zu Gebote stehen, mit der Lösung von Einzelfragen begnügen, eine Forderung, die auch Poschenrieder betont. Die Verhältnisse der Rhizosphäre sind eben so kompliziert, daß nur viele Einzelarbeiten der gesamten Fragengruppe näherführen. Diese Arbeit ist aber nötig, da die Kenntnis der Rhizosphäre, die ja für die Ernährung der Pflanzen der wichtigste Teil des Standorts ist, nicht nur theoretische, sondern auch praktische Bedeutung hat; denn die Möglichkeit einer Beeinflussung der Leistung der Pflanze über die Verhältnisse der Rhizosphäre ist sehr wahrscheinlich.

In der vorliegenden Arbeit wird die Rhizosphäre eines Waldbaumes, der Esche, besonders nach der mykologischen Seite hin untersucht. Warum gerade die Esche gewählt wurde, ist weiter unten auseinandergesetzt. Über Baumarten ist auf dem Gebiete noch wenig gearbeitet worden. Die Verhältnisse liegen hier erheblich anders als bei den eingangs beschriebenen Untersuchungen landwirtschaftlicher Pflanzen. Es ist deshalb zu verstehen, daß sich in vieler Hinsicht in der vorliegenden Arbeit eine von den genannten Arbeiten abweichende Methodik und Fragestellung ergibt. Der Rhizosphärenbegriff bietet beim Waldbaum von vornherein einige Schwierigkeiten, da sich zwischen die eigentlichen Rhizosphärenorganismen im Sinne der bisherigen Untersuchungen und die Wurzeln die Mykorrhiza bei den meisten Bäumen einschiebt. Aus diesen Gründen muß zunächst auf die Frage „Mykorrhiza — Rhizosphäre“ eingegangen werden.

## II. Rhizosphäre und Mykorrhiza.

### 1. Pilze in der Rhizosphäre.

Zunächst muß hier unterschieden werden zwischen dem Pilzanteil und dem Bakterienanteil der Rhizosphärenflora. Auch bei den Waldbäumen stehen zweifellos die Bakterien der Rhizosphäre nicht hinter der Bedeutung zurück, die ihnen bei

anderen Pflanzen zukommt. Infolge des Vorhandenseins enger symbiontischer Bindungen mit Pilzen liegt allerdings bei den Waldbäumen die Vermutung nahe, daß den Pilzen, auch wenn sie nur Rhizosphärenbewohner sind, die größere Bedeutung zukommt. Unter Flora der Rhizosphäre muß man also Pilze und Bakterien, evtl. auch Algen, verstehen, die unter dem Einfluß der Wurzelexkrete der Pflanze stehen, also in den wurzelnächsten Schichten, besonders an der Oberfläche der Wurzel leben.

Bei den mykotrophen Gewächsen schaltet sich als Bindeglied zwischen Rhizosphäre und Pflanzenwurzel die Mykorrhiza ein, beidem angehörend, sowohl der Rhizosphäre als auch dem Wurzelgewebe. Deshalb muß die Mykorrhiza in der Rhizosphäre als Sondergebilde angesprochen werden. Die mykologische Untersuchung der Rhizosphäre muß neben die bisherige Mykorrhizaforschung treten. In die gesamte Begriffsbestimmung fügt sich nun noch der Begriff der „peritrophen" Mykorrhiza ein.

Der Begriff wurde von Jahn in die Literatur eingeführt. Jahn (22) versteht unter peritropher Mykorrhiza die Pilze, „die sich nur in der äußeren Hülle der Wurzeln finden und nie eine bestimmte histologische Beziehung zu ihnen zeigen, die aber nachweislich nur in der Rhizosphäre leben und offenbar in irgendeinem physiologischen Verhältnis zu den Wurzeln stehen" (S. 464—465). Dem Einwand, daß es sich bei diesen Pilzen lediglich um Saprophyten handelt, nicht aber um Träger von Mykorrhizafunktionen, begegnet Jahn dadurch, daß er sagt: sie begleiten ständig die lebende Pflanze und bilden die äußerste Schicht, die zwischen Bodenteilchen und Wurzelepidermis eingeschaltet ist. Diese äußerste Schicht soll meist als eigener Mantel scharf zu unterscheiden sein. An ihrer Zusammensetzung sind nach Jahn beteiligt: Mucorineen, Penicillien, Fungi imperfecti und Basidiomyceten.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Zusammenhänge an der Wurzel unserer Waldbäume recht kompliziert sind. Theoretisch würden sich für den normalen mykotrophen Waldbaum folgende Zonen ergeben: Wurzeloberfläche — ektotrophe Mykorrhiza, peritrophe Mykorrhiza, Bodenflora. Unter diesen Zonen darf man sich aber nicht getrennte Schichten vorstellen, sondern es sind von Zone zu Zone Übergänge zu erwarten, die um so undeutlicher werden, je mehr wir uns der Bodenflora nähern. Nach Jahns Definition ist demnach die peritrophe Mykorrhiza, da sie ja keine histologische Beziehung zur Wurzel zeigt, ein typisches Element der Rhizosphäre und deckt sich mit dem etwas weiteren Begriff „Mykoflora der Rhizosphäre", der hier bei der Esche vielleicht eindeutiger ist, da ein lockerer Pilzmantel, wie Jahn ihn für die peritrophe Mykorrhiza fand, bei der Esche nicht auftritt.

Um Pilzarten der peritrophen Mykorrhiza bzw. der Mykoflora der Rhizosphäre handelt es sich auch bei einigen von Möller, Johann, Peklo, Melin und Freisleben von Wurzeln isolierten Arten.

Möller (34) versuchte die ektotrophen Mykorrhizapilze der Kiefer zu isolieren. Die Wurzeln wurden gewaschen und längere Zeit in dem Strahl der Wasserleitung belassen. Die mit ausgeglühter Schere abgeschnittenen Stückchen wurden auf eine Nährlösung übertragen. Möller fand bei diesen Versuchen vornehmlich Mucorineen, so Mucor heterogamus, M. spinosus und M. Rammanianus. Auch Wurzeln von Fichte, Weymouthskiefer und Eiche wurden untersucht. Die Frage nach der Bedeutung und Leistung dieser Pilze an der Wurzel blieb offen.

Eine Anzahl von Mucorineen fand auch Johann (25) bei Wurzelabimpfungen. Die Wurzeln wurden im Wasserstrahl gereinigt und in Alkohol und sterilisiertem Wasser nachgespült. Dabei zeigte sich bei Buche Mucor Rammanianus und M. race-

mosus (auch noch an Wurzeln aus der Wurzelgrenze bei 50—70 cm Tiefe), bei Fichte Mucor Rammanianus, bei Eiche Phycomyces nitens u. M. racemosus.

Melin (32) fand wie auch Hagem (19) an den Wurzeln der Nadelhölzer oft Mucorineen, und zwar besonders M. Rammanianus. Melin prüfte die Wirkung von Phosphatiden auf den Pilz. Die Phosphatide wirkten sehr günstig auf das Wachstum der Kulturen ein. Vorbereitende Versuche mit anderen Saprophyten des Humusfilzes deuten nach Melin darauf hin, daß außer den eigentlichen Mykorrhizasymbionten noch mehrere andere in der Humusdecke zu findende Pilze eine günstige Beeinflussung durch Phosphatide erfahren.

Neben diesen Arbeiten, die vornehmlich Mucorineen in der Rhizosphäre beobachteten, sind die Arbeiten von Peklo zu nennen, die sich mit Penicillien beschäftigen. Auch Fuchs (14), der glaubte, daß Fusarien und Verticillien Mykorrhizapilze der Bäume seien, dürfte lediglich Bewohner der Rhizosphäre beobachtet haben.

Peklo (38) wandte bei seinen Isolierungsversuchen keine Sterilisationsmethoden an, da er dann kein Wachstum mehr von den Würzelchen erzwingen konnte. Er wusch infolgedessen die Mykorrhizen nur in einem starken Wasserstrahl während längerer Zeit aus und entfernte die letzten Unreinigkeiten mit sterilisiertem destilliertem Wasser. Aus den Mykorrhizen stellte er ein Dekokt her, indem er ältere Mykorrhizen zerrieb, mit destilliertem Wasser versetzte und nach dem Aufkochen 24 Stunden bei 60° C stehen ließ. Das Filtrat wurde danach noch mit destilliertem Wasser verdünnt und sterilisiert. Als beste Zeit für die Isolierung erwiesen sich Herbst und Winter, weil da die Mykorrhizen mit den Reservestoffen vollgefüllt sind. In Hängetropfen des Dekokts wurde das Auswachsen der Pilze beobachtet. Die Reinzüchtung ergab bei Carpinus eine Schimmelpilzart (nach Wehmer in Lafars Mykologie eher Citromyces), welche einer von Oudemans beschriebenen Species geophilum sehr ähnlich war. Auch bei Fagus wurden Vertreter der Kollektivgruppe Penicillium gefunden. Peklo schließt daraus: „In der Tat hat es sich gezeigt, daß es mehrere Wald-„Penicillien"-Arten sind, welche die Mykorrhizen bei den Buchen in meinem Walde hervorgerufen haben." Die beiden reingezüchteten Arten zeichneten sich durch bedeutende Säurebildung aus. Peklo machte auch einen Infektionsversuch: Er setzte mykorrhizafreie Buchen in sterilisierten Waldhumus und gab Sporen von Penicillien und Citromyces zu. Es trat später starke Mykorrhizabildung auf. Peklo sieht auch hierin eine Bestätigung seiner Ansicht, daß Penicillien die wahren Verursacher der Mykorrhizen der Waldbäume sind. Er erwähnt an dieser Stelle auch, daß schon von Sarauw vermutet wurde, daß Imperfekten die wahren Mykorrhizapilze sind. Penicillien sollen nach Reinitzer und Nikitinski ihren C-Bedarf aus dem Humus nicht decken können. Deshalb vermutet Peklo, daß sie durch Symbiose und Aufarbeitung der Gerbstoffe, die die Wurzeln abgeben, einen Ausgleich für diesen Mangel schaffen.

Die Kritik Rayners (42) an der Methodik Peklos, die für Isolierungsversuche von Mykorrhizapilzen als „somewhat crude" hingestellt wird, ist sicher berechtigt. Es handelt sich hier zweifellos um Glieder der Rhizosphärenflora bzw. der peritrophen Mykorrhiza.

Zusammenfassend läßt sich zu der aufgeführten Literatur folgendes sagen:

Nachdem bei Mykorrhizauntersuchungen sich eine Anzahl von Pilzarten, die nicht eigentliche Mykorrhizapilze sind, von den Wurzeln

isolieren ließ, wird in neuerer Zeit vermutet, daß diesen Pilzen dennoch in der Wurzelzone eine physiologische Bedeutung zukommt. Von Jahn wurde für diese Arten der Begriff peritrophe Mykorrhiza eingeführt.

## 2. Deutungsversuche.

Eine Deutung der Funktionen der Pilze der peritrophen Mykorrhiza bzw. der Mykoflora der Rhizosphäre wird ausgehen und anschließen müssen an die Deutung der ekto- und endotrophen Formen der Mykorrhiza. Es würde zu weit führen, hier die reichhaltige Literatur über die Deutung der Mykorrhizafunktion eingehend zu diskutieren, sondern es kann hier nur kurz ein Überblick gegeben werden. Eingehend ist der Gegenstand bei Melin (32) S. 96—120 besprochen. Jahn (23) bespricht auf Seite 847, 848 den Gegensatz der Auffassung der Mykorrhizafunktion von Frank und Stahl. Frank (9) nahm zuerst an, daß die Pflanze ihre gesamte Nahrung durch den Pilz erhalte. Später (10) schränkte er diese Deutung ein: Die Pilze übertragen Nährstoffe, besonders aus dem Humus, dessen Stickstoff von der Pflanze benötigt wird. Die Mykorrhiza ist nach Frank vom Humusgehalt des Bodens abhängig, im reinen Mineralboden soll sie fehlen. Stahl (47) vertrat im Gegensatz zu Frank die Ansicht, daß die Mykorrhiza der Gewinnung von Nährsalzen, nicht von Humusbestandteilen diene. Die Notwendigkeit der Verpilzung der Wurzeln leitet er aus dem Kampf der Pflanze mit den Bodenmikroben ab, die infolge ihres schnelleren Wachstums als Konkurrenten der Pflanze bei der Nährsalzaufnahme auftreten. Melin (32) sieht auf Rohhumusböden die Bedeutung der Mykorrhiza in erster Linie in einer stickstoffvermittelnden Tätigkeit, die durch eine — auch anderen Bodenpilzen eigentümliche — leichte Assimilation von N-Verbindungen und Ammoniak gegeben ist (S. 105). Aber er betont auch, daß neben dieser Funktion ihnen bei der Aufnahme anderer Nährstoffe eine Bedeutung zukomme; denn Rexhausen (43) fand in Baummykorrhizen Anhäufungen von Kalium und Phosphor.

Die vielfach in der Literatur aufgeworfene Frage der Assimilation des freien Luftstickstoffes durch die Mykorrhizen ist von Melin in verneinendem Sinne beantwortet worden. In seinen Kulturen konnte keine Bindung des freien Stickstoffes nachgewiesen werden, weder durch die Wurzeln allein, noch durch die Mykorrhizen.

Es liegt nahe, der peritrophen Mykorrhiza bzw. der Mykoflora der Rhizosphäre eine ähnliche Deutung wie der ektotrophen Mykorrhiza zu geben, wenn man annimmt, daß durch sie eine, wenn auch lockere Form der Symbiose gegeben ist. Jahn weicht in seinen Ansichten von den bisherigen Deutungsversuchen ab.

Die Hauptfunktion der peritrophen Form der Mykorrhiza sieht Jahn darin, daß sie eine Zone geeigneter Azidität um die Wurzel schafft, dank welcher die Permeabilität ihr Optimum erreicht und die Pflanze Unterschiede in der Natur des Standortes ausgleichen kann. Diesen Schluß zieht Jahn hauptsächlich aus seinen Versuchen über die Abhängigkeit des Wachstums der Baumkeimlinge von der Wasserstoffionenkonzentration des Substrates. Die Wasserkulturen zeigten keine Verpilzung und das Optimum des Wachstums lag bei pH-Werten, die um zwei Einheiten von dem Optimum auf natürlichem Standort im Walde verschoben waren. Den Grund für diese Verschiebung sieht Jahn in der Einschaltung des Pilzmantels, der die Reaktion der Rhizosphäre in der angegebenen Weise verändert.

Von größter Bedeutung für die Erklärung der peritrophen Mykorrhiza sind die Arbeiten, die kürzlich Freisleben veröffentlicht hat. Er kultivierte Vaccinium-

arten in einer Reihe von Versuchen nicht mit den ihnen spezifischen Pilzen, sondern mit gewöhnlichen Bodenorganismen, darunter auch Penicillium glaucum und einer Reihe anderer Pilze, die er von Wurzeln isoliert hatte, die also der Mykoflora der Rhizosphäre angehören. Mit Ausnahme der Versuche, bei denen eine Fusariumart zugegeben worden war, die sich rein parasitisch verhielt und die Keimlinge tötete, verursachten die „inaktiven Pilze" eine überraschende starke Wachstumsförderung der Pflanzen. Ja, es wurde „eine gesunde Entwicklung der Vacciniumkeimlinge durch die Pilze überhaupt erst ermöglicht" (12) (S. 449). Schon vor Freisleben hatte Burgeff (4) eine fördernde Wirkung von Penicillien und anderen Pilzen auf Orchideen beobachtet. Allerdings waren die spezifischen Endophyten außerdem noch vorhanden. Knudsen (28) dagegen fand auch bei Abwesenheit der Wurzelpilze eine Förderung der Orchideen durch Penicillien, Aktinomyceten und Bacillus radicicola. Auch Niethammer (36) weist darauf hin, daß verschiedene nicht mykotrophe Pflanzen mit bestimmten Bodenpilzen besser gedeihen als in Reinkultur. Besonders hebt sie die Bedeutung der Pilze bei der Keimung der Samen hervor.

Freisleben (12) folgert aus den Versuchen, daß entweder das sterile Substrat für die Pflanze giftig wirkt und durch die Lebenstätigkeit der Pilze entgiftet wird, oder daß die Wachstumssteigerung durch fördernde Stoffe, die von den Pilzen ausgeschieden werden, bewirkt wird. Welcher Annahme der Vorzug zu geben sei, sollten weitere Versuche zeigen. Es ergab sich nun folgendes: „Alle Substrate, die entweder nur Mineralsalze oder Mineralsalze und Zucker enthalten, gestatten eine asymbiotische Entwicklung der Ericaceen, während Substrate, die Pepton oder andere mehr oder weniger natürliche Nährstoffe enthalten, eine solche nicht gestatten" (13) (S. 436). Nach diesen Ergebnissen scheint die Frage nach der Ursache des eigentümlichen Verhaltens der Ericaceen bei Kultur mit Pilzen und ohne solche gegenüber der Erklärung entschieden zu sein, daß „eine Giftwirkung des Substrates vorliegt, die durch Pilze aufgehoben wird" (13) (S. 437).

Freisleben sieht also die Bedeutung der Pilze für das gesunde Wachstum der Pflanzen „in einer Schutzwirkung gegen giftige organische Verbindungen und nicht in einer direkten Einwirkung auf die Wurzeln" (13) (S. 453).

Im Anschluß an die Deutungsversuche der Mykorrhiza sei kurz ein Wort über ihre Entstehung gesagt, wobei im wesentlichen den Ausführungen Melins (32) gefolgt wird.

Es herrscht allgemein die Vorstellung, daß die hochentwickelten, engen Formen der Symbiose, die uns in der ektotrophen und endotrophen Mykorrhiza entgegentreten, aus einfachen lockeren Formen hervorgegangen sind. Schon zwischen den Bodenmikroben und den höheren autotrophen Pflanzen besteht ein primitiver symbiotischer Zusammenhang; sorgen doch die Mikroben für den Abbau der organischen Substanz und dienen so indirekt der Ernährung der Pflanzen, die mit der organischen Substanz wieder den Lebensraum für die Mikroben erst schaffen. McDougall (30) sagt: „The bacteria and fungi are reguliar members of the community, and are living in social disjunctive symbiosis with the higher plants". Ward (49) hat für diese Form der Symbiose den Namen Metabiose geprägt. Die Schädigung eines Gliedes der symbiotischen Kette kann auf andere Glieder ungünstig einwirken. Aus diesen primitivsten Formen der Symbiose haben sich wahrscheinlich die Mykorrhizen entwickelt, unter denen wieder die peritrophe Mykorrhiza, die einfachste Form darstellt. Ihr vorauf sind vielleicht Bindungen zwischen Pilz und Pflanze gegangen, die da-

durch gekennzeichnet sind, daß nur eine gewisse Treue der Begleitung der Wurzeln bestimmter Arten gegeben ist, ohne daß morphologisch wahrnehmbare Beziehungen zum Wurzelgewebe bestehen.

Eine gewisse Berechtigung der Annahme einer solchen Entwicklung der Mykorrhiza im Sinne einer zunehmenden Bindung der Partner Pilz und Pflanze liegt m. E. in dem heute noch zu beobachtenden Nebeneinander der verschiedensten Bindungsformen, deren wahre Erkenntnis allerdings noch viele Arbeit erfordert. So ist bisher zwar den engsten Bindungen größte Aufmerksamkeit geschenkt worden, die lockereren Formen der Symbiose beginnt man aber erst in neuester Zeit zu erforschen. Die große Verschiedenheit der Verhältnisse und die Fülle der auftretenden Formen und Glieder dieser Kette erschweren die Arbeit zunächst noch sehr. Aber gerade die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen der Symbiose zwischen Pilz und Baum geben den Anreiz zu solchen Untersuchungen, die freilich zunächst nur einige Fragen zu klären vermögen.

## III. Die Rhizosphäre der Esche.

### 1. Allgemeines, Untersuchungsgang.

Aus dem Gesagten ist für weitere Untersuchungen m. E. die Forderung abzuleiten: Es sind Rhizosphärenuntersuchungen bei Bäumen zunächst anzustellen bei möglichst einfachen Verhältnissen der Rhizosphäre; innerhalb dieser Untersuchungen ist eine Beschränkung auf wenige Fragen nötig.

Die Esche wurde zu den vorliegenden Untersuchungen deshalb gewählt, weil bei ihr die Verhältnisse besonders einfach liegen. Eine Mykorrhiza besitzt die Esche, wie weiter unten gezeigt wird, nicht; deshalb tritt, wenn eine peritrophe Mykorrhiza vorhanden ist, diese direkt zwischen Boden und Wurzel. Weiterhin bietet die Eschenwurzel auch in ihrer festen Konsistenz technisch ein sehr geeignetes Untersuchungsmaterial, das starke Spülung und Reinigung gut aushält.

Es liegt nahe, deshalb zuerst die Mykorrhizafrage bei der Esche zu behandeln, dann die Untersuchungen zur Mykoflora der Rhizosphäre und schließlich physiologische Untersuchungen zu den Rhizosphärenpilzen, sowie Untersuchungen über den Zusammenhang Pilz — Pflanze zu besprechen. Mehr zur Ergänzung der eingangs erwähnten landwirtschaftlichen Untersuchungen wurden auch die Bakterien- und Pilzsporenzahlen an der Wurzel einmal für die Esche beobachtet.

### 2. Die Mykorrhizafrage bei der Esche.

Im Laufe des Winters 1933/34, des Sommers und Herbstes 1934 und des Sommers 1935 wurden von einer Reihe von Standorten der verschiedensten Art Eschenwurzeln auf ihre Verpilzung hin untersucht. Es wurden Quer- und Längsschnitte durch die Wurzeln ausgeführt. Dabei konnte in keinem Fall weder an jungen noch an älteren Wurzeln

eine mykorrhizaähnliche Verpilzung angetroffen werden. Dagegen wurden auf den Schnitten häufig Hyphen gefunden, die, ohne ein stärkeres Geflecht zu bilden, auf der Wurzel lagen, meist zwischen den bei der Esche stets sehr häufigen Wurzelhaaren. In zwei Fällen wurden Pilze im Innern von Wurzelzellen gefunden, bei denen es sich aber offenbar um eingedrungene Parasiten handelte. Einmal wurde auf einer Wurzel von Kalkboden ein lockeres Geflecht von Hyphen mit Schnallen vorgefunden.

Die Beobachtungen, die in sehr großer Zahl für jedes zu untersuchende Wurzelsystem ausgeführt wurden, lassen also schließen, daß eine echte Mykorrhiza bei der Esche nicht vorliegt, eine Tatsache, die auch in der Literatur bestätigt wird, denn schon Frank (11) führt die Esche als mykorrhizalosen Baum neben Ulme und Ahorn auf. Jahn (22) bringt das Fehlen der Mykorrhiza bei der Esche mit deren extensivem Wurzelsystem in Zusammenhang, da weithin wurzelnde Pflanzen weniger einer Hilfe durch den Pilz bedürfen als Bäume, die mit ihrer Wurzeltätigkeit an einen engen Bodenbezirk gebunden sind.

Hinsichtlich der Frage der peritrophen Mykorrhiza läßt sich sagen, daß ein einheitliches Bild in morphologischer Beziehung nicht vorliegt, daß sich aber auch im anatomischen Bild stets Pilzhyphen zwischen den Wurzelhaaren in regelloser Lagerung nachweisen lassen. Der Ausdruck „Mykoflora der Rhizosphäre" scheint mir deshalb für die von den Eschenwurzeln isolierten Pilze geeigneter als die Bezeichnung peritrophe Mykorrhiza, die doch eine gewisse anatomisch einheitliche Vorstellung vermittelt.

Eine Methode, die Pilze direkt im Boden zu beobachten, hat Cholodny (6) entwickelt. Nach seinem Verfahren stellte ich eine Reihe von Versuchen an: Ich vergrub Objektträger derart in die Erde, daß sie einseitig Eschenwurzeln berührten, in der Erwartung, daß Pilze, die sich in der Nähe der Wurzeln befanden, auf die Objektträger überwuchsen, wie Cholodny dies bei Bodenpilzen beobachtet hatte. Nach 10 Tagen nahm ich die Objektträger wieder aus der Erde, und zwar in der von Cholodny S. 624 angegebenen Weise, trocknete sie durch Bewegen in der Luft und verpackte sie. Im Institut wurden die Objektträger zum Zwecke des Fixierens kurz durch die Flamme gezogen und später in Wasser gestellt, wobei sich die Bodenteilchen lösten und abfielen. Danach wusch ich die Präparate im Wasserstrahl und in destilliertem Wasser, worauf die Träger getrocknet wurden. Da nur mykologische Untersuchungen vorgenommen werden sollten, konnte auf die sonst übliche Färbung mit Phenolerythrosin verzichtet werden. Unterm Mikroskop waren auf den Objektträgern stets Pilzhyphen, vielfach auch Algen zu sehen. Fruchtkörper, an Hand deren man die Pilze hätte

bestimmen können, fand ich nicht. Auch eine Beziehung der Hyphen auf dem Objektträger zur Lage der Wurzel, wie ich sie erwartet hatte, war nicht eindeutig zu beobachten. Die Hyphen liefen regellos über die Träger.

Genauere Untersuchungen über die Zusammensetzung der Mykoflora der Rhizosphäre lassen sich mit der Cholodny-Methode nicht erreichen. Die Analyse der Wurzelflora durch Überimpfen von Wurzelstückchen auf Nährmedien ist nicht zu umgehen.

## 3. Experimentelle Untersuchungen über die Mykoflora der Rhizosphäre.

### A. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Mykoflora der Rhizosphäre.

#### a) Methodik.

1. Probeentnahme.

Anfänglich wurden die Wurzeln zur Probeentnahme mit Hilfe steriler Geräte freigelegt, mit einer abgeflammten Pinzette erfaßt und mit einer Schere abgeschnitten und in einen Kolben mit etwas sterilem Wasser getan. Später erwies es sich aber als vorteilhaft, möglichst junge Eschen zu suchen, die sich leicht ausziehen lassen. Es wurde dann die ganze Pflanze einfach aus der Erde gezogen und die Wurzel wieder mit steriler Pinzette und Schere abgenommen. Spätere Versuche wurden ohne Sterilisation der Geräte nach jeder Probeentnahme ausgeführt; die Geräte wurden vielmehr mehrmals in den Boden, aus dem die Esche entnommen wurde, gestoßen, so daß sich ein Überzug von Erde auf den Geräten bildete. Die Ergebnisse waren bei beiden Verfahren völlig gleich. Deshalb wurde dem letzteren wegen seiner Einfachheit und der Möglichkeit, in kurzer Zeit eine große Anzahl von Entnahmen im Wald zu erhalten, der Vorzug gewährt. Es handelt sich ja darum, die Wurzeln möglichst schnell nach dem Verlassen des Bodens in die sterilen Kolben zu bringen. Am schnellsten ist dies möglich, wenn zwei Personen bei der Entnahme mitwirken. Einer zieht die Pflanze aus der Erde und hält den sterilen Kolben, den er sofort nach dem Herausziehen öffnet; der andere ergreift die Wurzel mit der Pinzette, schneidet sie ab und füllt sie ein. Bei einiger Übung kann man so völlig sterile Entnahmen bekommen.

Bei älteren Bäumen wurde dagegen das zuerst beschriebene Verfahren angewandt. In einigen Fällen wurde auch versucht, junge Pflanzen mit dem sie umgebenden Boden mitzunehmen, aus dem dann im Institut erst die Wurzeln herausgelöst wurden. Das Verfahren ist aber weniger zu empfehlen, da im Institut die sterile Entnahme große Schwierigkeiten bietet (Arbeiten in sterilen Impfkammern) und doch keine größere Sterilität als bei Entnahme im Walde erreicht wird. Im Walde kann man auch durch kurzes Schütteln der ausgezogenen Pflanze die Wurzeln von einem Teil der ihnen anhaftenden Erde befreien, ohne große Verunreinigungen befürchten zu müssen.

Rücksichten auf die Witterung bei der Entnahme wurden nur insofern genommen, als die Entnahmen nicht nach größeren Regen- oder Trockenperioden gemacht wurden. Nach Möglichkeit fanden zu allen Jahreszeiten Probeentnahmen statt.

### 2. Reinigung der Wurzeln.

Unter der Annahme, daß die wichtigsten Pilze der Rhizosphäre an der Wurzeloberfläche sitzen, wurden die Wurzeln von den ihnen anhaftenden Bodenteilchen befreit. Zunächst geschah das durch Spülung im Strahl der Wasserleitung: die Wurzeln wurden in einen auf der einen Seite mit Gaze verschlossenen Zylinder getan; auf der anderen Seite war der Zylinder an die Wasserleitung angeschlossen. Spüldauer war zunächst 24, später 48 Stunden. Nach dem Spülen wurden die Wurzeln in Kolben mit sterilem Wasser getan und mehrmals in andere Kolben umgefüllt.

Es zeigte sich aber bald, daß dieses Verfahren weder den Ansprüchen, die an Sterilität gestellt werden, genügt, noch eine vollständige Reinigung der Wurzeln erreicht. Das Leitungswasser erwies sich zwar als nahezu steril, doch sind bei dem Einführen und Herausnehmen der Wurzeln aus dem Zylinder Verunreinigungen schwer zu vermeiden. Deshalb wurde bald zu einer anderen Methode übergegangen. Die Wurzeln wurden im Wald in 300 ccm Erlenmeyerkolben überführt, die je 200 ccm sterilisiertes Leitungswasser enthielten. Im Institut wurden die Wattebauschen der Kolben durch Gummistöpsel ersetzt, die Kolben in eine Schüttelmaschine gespannt und geschüttelt. Nach 15—20 Minuten wurden die Wurzeln in einen neuen Kolben mit sterilem Wasser überführt und weitergeschüttelt. Das Umwechseln der Kolben wurde so oft wiederholt, bis das Wasser im Kolben nahezu klar blieb, was meist nach 3—4 Übertragungen der Fall war. Da die Schüttelung sehr energisch arbeitet, sind die Schüttelzeiten nur kurz gewählt (15 Minuten), weil sonst Verletzungen der Wurzeloberfläche zu fürchten sind. Eine Reihe von Versuchen, die auf einer rotierenden Mischmaschine für Bodenproben vorgenommen wurden, zeigte, daß diese Maschine nicht energisch genug arbeitet, weshalb später ausschließlich eine sich in horizontaler Richtung schnell hin und her bewegende Schüttelmaschine verwandt wurde. Nicht alle Wurzeln halten eine so starke Schüttelung aus wie die Eschenwurzeln. Fichte mußte viel vorsichtiger geschüttelt werden, da sonst nur sehr kleine Wurzelstückchen übrigblieben. Die Esche erwies sich also auch in dieser Hinsicht zu den Versuchen als besonders geeignet.

Versuche, die Wurzeln nach der Reinigung noch mit $HgCl_2$ zu behandeln, um eine stärkere Desinfizierung zu erlangen, führten zu keinem Erfolg. Das Pilzwachstum bleibt auch bei schwachen Konzentrationen völlig aus.

### 3. Impfung.

Bei den ersten Versuchen, bei denen Spülung im Leitungswasser stattfand, wurden von den Wurzeln nach beendeter Spülung auf einer abgeflammten Glasplatte kleine Scheiben abgeschnitten und auf Biomalzagar übergeimpft. Daß dieses Verfahren nicht steril genug arbeitet, ist klar. Bei den auf der Schüttelmaschine geschüttelten Kolben wurde daher ein Wurzelstückchen bereits im Kolbenhals in kleine Stücke mit dem Skalpell geschnitten, die dann aus dem Kolbenhals direkt in die Röhren übergeimpft wurden. Der Kolben lag dabei nahezu horizontal, der Hals des Kolbens wurde nach jeder Impfserie ausgeflammt. Mit Hilfe dieser Methode kann man völlig steril und sehr schnell große Impfserien herstellen. Die restlichen Wurzelstücke verblieben entweder zur mikroskopischen Untersuchung in dem Kolben oder wurden sofort verbrannt. Je Impfserie kamen etwa 50 Röhren in Frage. Wenn von derselben Wurzel mehrere Abimpfungen gemacht wurden, nahm ich vom selben Wurzelstückchen zwei, höchstens drei Abschnitte.

Bei einer Reihe von Entnahmen legte ich Hängetropfenkulturen an. Kleine Wurzelstückchen kamen in Malzhängetropfen. Das Auswachsen der Pilze ließ sich sehr gut unterm Mikroskop verfolgen. Das spätere Abimpfen aus dem Hängetropfen, das immer nötig wird, ist jedoch zu umständlich, als daß größere Versuchsreihen auf diese Art durchgeführt worden wären.

Als Nährsubstrat für die Wurzelstückchen nahm ich durchweg Biomalzagar von der Zusammensetzung: Wasser 100 ccm, Biomalz 4 ccm, Agar-Agar 2 g. Dieses Substrat eignet sich von allen untersuchten Nährböden am besten. Pepton-Agar war am wenigsten geeignet. Hemmstoffe waren nicht nötig, da ein Überwachsen der Kulturen durch schnellwüchsige Formen nicht zu befürchten war; denn Mucorineen traten nur gelegentlich auf. Vorversuche mit einem Nährboden aus Biomalz und Agar, dem statt Wasser Wurzelextrakt von Eschen (siehe S. 164) zugegeben worden war, lieferte keine abweichenden Ergebnisse. Ein Agar, dem Kirschsaft zugegeben war und der ein pH von 4 besaß, wirkte zwar auf die Bakterien hemmend, aber auch die Pilze wuchsen schlecht auf ihm aus, ohne daß sich andere Formen als auf Malzagar gezeigt hätten.

Es ist klar, daß mit der Beschränkung auf nur ein Medium bei der Analyse der Mykoflora der Rhizosphäre eine gewisse Auswahlwirkung stattfindet. Diese Beschränkung war aber für die vorliegende Arbeit nötig, da sich eben, wie oben schon erwähnt, Untersuchungen mit zahlreichen Nährmedien in allgemeiner Form nur mit zahlreichen Hilfskräften durchführen lassen. Für Arbeiten, wie die hier vorliegende, ist eine gewisse Spezialisierung und Beschränkung in methodischer Hinsicht ohne weiteres gegeben. Dadurch, daß nur ein Nährsubstrat verwandt wird, gestaltet sich das Bild einheitlicher und für den Fall, daß eine erhebliche Auswahlwirkung stattfindet, bleiben die einzelnen Reihen doch untereinander vergleichbar. Die Methodik wurde auch deshalb möglichst einfach gestaltet, damit jederzeit unter gleichen Bedingungen eine Nachprüfung der Ergebnisse von anderer Seite möglich wird.

Auch bei physiologischen Untersuchungen über die isolierten Pilze wurde nach Möglichkeit dasselbe Substrat verwandt.

#### 4. Verhalten der Kulturen.

Das Wachstum der Pilze ging meistens langsam vor sich. Vielfach erschienen zunächst Bakterien, die dann später von Pilzen überwachsen wurden. Oft war das Bakterienwachstum so stark, daß man die Wurzelstücke auf neuen Boden überimpfen mußte. Der Pilz wuchs dann stets schneller und kräftig aus. Aus den Wurzeln wuchsen nun gleichzeitig oft mehrere Pilze aus. Es entstanden also Mischkulturen, aus denen Reinkulturen in der Regel durch Plattengießen gewonnen wurden. Zur zahlenmäßigen Festlegung der Ergebnisse größerer Impfreihen genügte es, das mikroskopische Bild der einzelnen Pilze aus den Mischkulturen zu haben. Durch Vergleich mit den Reinkulturen ließen sich die Pilze der Mischkulturen dann identifizieren. Da das Bild der Impfreihen verhältnismäßig große Einheitlichkeit aufwies, war die Festlegung leicht möglich.

### b) Standorte.

#### 1. Allgemeines.

Bei der Untersuchung der Standortsansprüche der Esche hat man in der forstlichen Literatur zwei Standortsformen der Esche beobachtet,

die man als Kalk- und Wasseresche bezeichnete. Die Beschreibung dieser Formen wurde von Münch und Dieterich vorgenommen (35). Oelkers (37) trennt die beiden Formen nach ihren Wärmeansprüchen (Esche-Kalk tvs = 13,3, Esche-Wasser tvs = 16,3). Dengler (7) erwähnt nur, daß die Esche sowohl auf ganz trockenen Stellen wie auch im Sumpf natürlich auftritt. Diese Tatsache läßt sich leicht beobachten und trifft unbedingt zu. Neben diese Tatsache tritt aber eine andere, die sich ebenso leicht beobachten läßt, nämlich die, daß die Esche natürlich nur auf basenreichen Standorten vorkommt. Ihre Vorliebe für kalkhaltige Böden ist ganz ausgesprochen, und wo sie im Moor gefunden wird, handelt es sich um Niederungsmoore, die noch gute Basenversorgung aufweisen. Die Beobachtung, daß Pflanzen auf sehr trockenen Kalkstandorten und in sehr nassen Gebieten gedeihen, ist uns nicht nur von einer Reihe höherer Pflanzen bekannt, sondern findet sich auch bei den niederen Organismen, besonders bei einer ganzen Reihe von Moosen. Unter diesen Pflanzen wäre besonders *Parnassia palustris* zu nennen, die sowohl auf Kalk als auch im Moor vorkommt. Grebe (18) behauptet für die Moorstandorte, das es sich stets um neutrale Sümpfe handelt. Die Verhältnisse liegen also sehr ähnlich wie bei der Esche. Man hat bei *Parnassia* deshalb mehrere Varietäten unterschieden: var. *alpina* ist typisch für Kalk, var. *calycina* kommt im Moliniaried vor, die var. *gracilis* auf Torfwiesen. Neben Parnassia scheinen sich noch Pinguicula vulgaris und Valeriana dioica ähnlich zu verhalten. Wo sie in Sümpfen vorkommen, sollen sie nach Grebe lediglich Stellen neutraler Reaktion besiedeln, die im Moor dadurch entstehen sollen, daß durch Sickerwasser an wasserzügigen Stellen die Humus- und Bodensäuren entfernt werden. Während diese Arten, obwohl sie im Sumpf und auf Kalk vorkommen, doch nur eine Anpassung an verschiedene Feuchtigkeitsverhältnisse, nicht aber an verschiedene Reaktionsgrade des Bodens zu zeigen scheinen, ist diese Frage für eine Reihe von Warming (50) genannter Arten[1]) noch nicht näher untersucht. Warming nennt hierzu: *Calluna*, *Empetrum*, *Pinus*-Arten, *Juniperus communis*, *Betula nana*, *Saxifraga Hirculus* und andere.

Für eine Reihe weiterer Arten, die meist Gattungen mit strengster Mykotrophie angehören, läßt sich nachweisen, daß sie sowohl auf trockenen neutralen als auch auf nassen sauren Standorten vorkommen. Als Beispiel sei *Platanthera bifolia* genannt. Für diese Pflanzen dürfte die Mykorrhiza

1) die ebenfalls auf trockenen, warmen wie auch auf feuchten und selbst nassen Standorten vorkommen.

als Regulator der Säureverhältnisse in der Rhizosphäre von größter Bedeutung sein. Für die Esche liegt diese Erscheinung aber zweifellos nicht vor. Sie besiedelt nur neutrale oder fast neutrale Standorte, wechselt allerdings sehr stark in den Feuchtigkeitsansprüchen.

### 2. Bemerkungen zu den einzelnen Standorten.

**Standort 1:** Oberscheden,

Nordabhang des Springbergs. Buche, etwa 80jähr. mit einzelnen gleichaltrigen Eschen und Fichten. Muschelkalkverwitterungsboden, reich an Steinen, flachgründig, trocken, humusarm. Grundgestein: Unterer Muschelkalk (Zone der Oolithbänke). Flora: Hepatica triloba, Lonicera xylosteum, Orchis maculata, Carex glauca.

**Standort 2:** Revierförsterei Brackenberg, Forstamt Reinhausen, Distrikt 33.

Buche, etwa 50jähr. mit einzelnen gleichalterigen Eschen. Muschelkalkverwitterungsboden, tiefgründig, krümelig, frisch, stark durchwurzelt, pH 6,9 (bei Wasser zu Boden wie 2:1). Grundgestein: Unterer Muschelkalk, Flora: Anemone nemorosa, Anemone ranunculoides, Paris quatrifolia, Gagea lutea, Urtica dioica, Oxalis acetosella, Milium effusum.

**Standort 3:** Goslar.

A. Esche mit Buche, etwa 100jähr. auf Muschelkalkverwitterungsboden, flachgründig und sehr trocken.

B. Esche etwa 30 jähr. auf Muschelkalkverwitterungsboden, sehr flachgründig, äußerst trocken.

C. Kiefer 50—60jähr. mit Eschenunterbau. Tiefgründiger Muschelkalkverwitterungsboden, gute Wasserversorgung.

**Standort 4:** Osterode.

Buche mit Esche etwa 60jähr. Bestand an der Straße nach Northeim bei Osterode. Die Eschen wurden aus einer Verjüngungsgruppe entnommen, die sich an der Wegböschung befand, Unterlage: Verwitterungsboden von Gips.

**Standort 5:** Ziegenhagen.

Buche etwa 100jähr. mit Naturverjüngungsgruppen von Buche und Esche. Fester, trockener Verwitterungsboden des unteren Buntsandsteins, mäßige Durchwurzelung. Rasche Zersetzung der Streudecke.

**Standort 6:** Werrahaus.

Bestand im Tale der Laubach: Esche, etwa 40jähr., darunter Verjüngungsgruppen von Eschen, Erle aus Pflanzung, 4jähr. Niederungsboden mit stark fließendem Grundwasser, naß, gekennzeichnet durch die Flora von Ranunculus ficaria, Lamium maculatum, Viola silvatica, Veronica beccabunga, Galium aparine, Carex silvatica, Mnium undulatum, Brachythecium rutabulum, Stellaria holostea. (Ahorn-Eschen-Schluchtwald).

**Standort 7:** Brotterode.

Seimberg bei Brotterode. Buche etwa 100jähr. mit Esche, Ulme, Fichte und Ahorn. Glimmerschieferverwitterungsboden, sehr tiefgründig, schwarz, feucht, humos. Der Standort ist gekennzeichnet durch seine Verjüngungsfreudigkeit für Esche und Ahorn. Die Flora ist auf wenige Arten beschränkt, da der Bestand noch geschlossen ist. Oxalis acetosella, Anemone nemerosa, Gagea lutea, am Bestandsrand Allium ursinum.

### c) Analysenergebnisse der einzelnen Standorte.

#### 1. Standort **Oberscheden.**

Versuch 1. Orientierender Versuch vom 27. I. 1934. Versuchsmaterial: Wurzeln alter Bäume (50—60jährig). Entnahme: Sterile Geräte, Wurzelfreilegung; sterile Überführung. Reinigung: Spülung im Wasserstrahl — Serie A 24 Stunden; Serie B 48 Stunden. Impfung: Biomalz-Agar. Röhren. Ergebnis: Serie A: *Penicillien;* Serie B: *Citromyces sanguifluus.*

Versuch 2. Vom 15. II. 1934. Material: wie bei Versuch 1. Entnahme: Sterile Geräte, Wurzelfreilegung; sterile Überführung in Kolben. Reinigung: Schüttelung auf rotierender Maschine 7 Stunden. Impfung: Biomalzagarröhren. Versuch mit Kirschagar. Ergebnis: Nach ihrer Häufigkeit geordnet traten auf: *Citromyces griseus*, *Penicillium expansum*, *Cylindrocarpon radicicola*, *Mortierella pusilla*, *Verticillium terrestre.* Auf der Serie mit Kirschagar erschienen dieselben Pilze, ihr Wuchs war aber geringer.

Versuch 3. Vom 1. VI. 1935. Material: wie bei Versuch 1. Entnahme: Geräte mit Bodenüberzug versehen. Reinigung: Schüttelung auf Horizontalschüttelmaschine. Drei Umwechslungen der Kolben. Biomalzagar. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 50%, *Fungus imperfectus* I 24%, *Fungus imperfectus* III 10%, *Penicillium intricatum* 10%, *Absidia glauca* 3%, *Penicillium expansum* 3%.

#### 2. Standort **Brackenberg.**

Versuch 1. Vom 25. VII. 1934. Wurzeln junger Eschen (3—6jährig). Entnahme: Herausziehen der ganzen Pflanze; Entnehmen der Wurzeln mit Pinzette und Schere. Reinigung: Serie A: Geschüttelt auf Horizontalschüttelmaschine; Serie B: Spülung im Wasserstrahl 48 Stunden. Impfung: Biomalzagar. Ergebnis: Serie A: *Cylindrocarpon radicicola*, *Citromyces sanguifluus.* Serie B: *Cylindrocarpon radicicola* rund 59%, *Citromyces sanguifluus* 2%, *Mortierella pusilla* 10%, *Verticillium glaucum* 6%, *Verticillium terrestre* 2%, *Fungus imperfectus* III 2%, *Fungus imperfectus* I 17%.

Versuch 2. Vom 27. IV. 1935. Junge Eschenpflanzen (3—6jährig). Entnahme: wie bei Versuch 1. Schüttelung auf Schüttelmaschine, dreimaliger Kolbenwechsel. Biomalzagar. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 57%, *Fungus imperfectus* I 19,2%, *Mortierella pusilla* 9,6%, *Citromyces sanguifluus* 5,8%, *Verticillium glaucum* 5,8%.

#### 3. Standort **Goslar.**

Versuch 1. Vom 4. III. 1934. Standort A. Wurzeln eines etwa 80jähr. Baumes. Sterile Entnahme mit sterilen Geräten. Reinigung: Spülung im Wasserstrahl 48 Stunden. Biomalzagar. Ergebnis: *Citromyces griseus.*

Versuch 2. Vom 4. III. 1934. Standort A. Wurzeln einer jungen (3jähr.) Esche. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Citromyces griseus*, *Absidia glauca*, *Cylindrocarpon radicicola*, *Verticillium terrestre.*

Versuch 3. Vom 4. III. 1934. Standort B. Wurzeln von etwa 20 jähr. Eschen. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Citromyces griseus*, *Cylindrocarpon radicicola.*

Versuch 4. Vom 4. III. 1934. Standort C. Wurzeln von etwa 20 jähr. Eschen. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Citromyces griseus*, *Mortierella pusilla*, *Absidia glauca.*

Versuch 5. Vom 26. IV 1935. Standort C. Versuchsmaterial: wie bei Versuch 4. Entnahme: wie bei Versuch 1. Schüttelung auf Horizontalschüttelmaschine, 3maliger Wechsel. Biomalzagar. Ergebnis: Alle Röhren zeigen nur: *Cylindrocarpon radicicola.*

4. Standort **Osterode.**

Versuch 1. Vom 3. VII. 1935. Wurzeln junger Eschen (5 jähr). Entnahme: Ganze Pflanze herausgezogen, Wurzeln mit Pinzette und Schere abgenommen. Schüttelung mit 3maligem Kolbenwechsel. Biomalzagar. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 70%, *Cylindrocarpon didymum* 18%, *Fungus imperfectus* II 12%.

5. Standort **Ziegenhagen.**

Versuch 1. Vom 1. VII. 1935. Wurzeln einer 6jährigen Esche. Herausziehen der ganzen Pflanze. Schüttelung mit dreimaligem Umwechseln. Biomalzagar. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 30%, *Fungus imperfectus* I 60%.

Versuch 2. Vom 1. VII. 1935. Wurzeln einer 10jährigen Esche. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Fungus imperfectus* I 60%, *Cylindrocarpon radicicola* 20%, *Fungus imperfectus* III 20%.

Versuch 3. Vom 1. VII. 1935. Wurzeln einer 5jährigen Esche. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Fungus imperfectus* I 48%, *Cylindrocarpon radicicola* 40%, *Fungus imperfectus* II 12%.

6. Standort **Werrahaus.**

Versuch 1. Vom 1. VI. 1935. Wurzeln einer 20jährigen Esche. Herausziehen der ganzen Pflanze. Entnahme mit in den Boden gestoßenen Geräten. Schüttelung mit dreimaligem Kolbenwechsel. Biomalzagar. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 45%, *Fungus imperfectus* I 38%, *Trichoderma koningii* 7%, *Mucor hiemalis* 7%, *Mortierella pusilla* 3%.

Versuch 2. Vom 1. VII. 1935. Wurzeln einer 6—8 jähr. Pflanze aus sumpfiger Stelle. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 54%, *Penicillium intricatum* 14%, *Mortierella pusilla* 20%, *Trichoderma koningii* 7%, *Fungus imperfectus* 4%.

Versuch 3. Vom 1. VII. 1935. Wurzeln einer jungen Esche von trockener Stelle am Wegrand. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 70%, *Fungus imperfectus* III 30%.

Versuch 4. Vom 1. VII. 1935. Serie A: braune, schon nahezu abgestorbene Wurzeln einer jungen Esche. Serie B: frische Wurzeln derselben Pflanze. Methodik: wie bei Versuch 1. Ergebnis: Serie A: *Fungus imperfectus* III, *Trichoderma koningii.* Serie B: *Cylindrocarpon radicicola, Fungus imperfectus* III, *Mucor hiemalis.*

7. Standort **Brotterode.**

Versuch 1. Vom 5. V. 1934. Wurzeln von 5—10jährigen Eschen. Herausnehmen der ganzen Pflanze, Abnehmen der Wurzeln mit Pinzette und Schere. Spülung im Wasserstrahl 24 Stunden. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* 50%, *Fungus imperfectus* I 15%, *Verticillium terrestre* 5%.

Versuch 2. Vom 12. VI. 1935. Wurzeln von 6—8jährigen Eschen. Pflanze mit dem Boden ausgestochen, Wurzel entnommen im Institut. Schüttelung mit dreimaligem Kolbenwechsel. Biomalzagar. Ergebnis: *Cylindrocarpon radicicola* rund 35%, *Fungus imperfectus* I 28%, *Mortierella pusilla* 28%, *Trichoderma koningii* 6%.

## Zusammenfassung der Analysenergebnisse.

Übersieht man die Ergebnisse der Wurzelabimpfungen bei den untersuchten sieben Standorten, so fällt auf, daß sie verhältnismäßig einheitlich sind. Die Prozentzahlen hinter den angegebenen Arten vermitteln ungefähr eine Vorstellung von der Häufigkeit, mit der jede Art auftritt. Sieht man von den ersten Versuchen ab, bei denen die Technik noch unentwickelt war, so lassen sich als charakteristische Arten:

*Cylindrocarpon radicicola* Wr. und
*Fungus imperfectus* I erkennen.

Wenn auch die anderen Arten relativ treue Begleiter der Esche zu sein scheinen, so sind doch die oben genannten Arten auf allen Standorten gefunden worden. Nebenher analysierte ich Bodenproben von den verschiedenen Standorten und zwar möglichst solche, die nicht durchwurzelt waren. Dabei fand ich fast sämtliche Pilze außer *Cylindrocarpon radicicola* und *Fungus imperfectus* I. Auch die *Citromyces*-Arten waren selten in den Bodenproben zu finden. *Mortierella pusilla* konnte ebenfalls aus den Bodenproben nur vereinzelt isoliert werden; als Rhizosphärenpilz gehört sie aber zu den stetigsten Begleitern der Esche.

Nach diesen Ergebnissen kann man also sagen: Obwohl die Esche keine Mykorrhiza besitzt, findet sich um ihre Wurzel doch eine typische „Begleitflora" von Pilzen, von denen ein Teil auch sonst im Boden vorkommt, einzelne Pilze scheinen aber an die Rhizosphäre gebunden zu sein. Das regelmäßige Auftreten bestimmter Pilze an den jüngsten und lebenstätigsten Wurzelteilen, denn nur von diesen wurde abgeimpft, macht es wahrscheinlich, daß zwischen Pflanze und Pilz ein physiologischer Zusammenhang besteht.

Die gewählten Standorte sind zum Teil sehr trockene Kalkböden, zum Teil frische Kalkböden und zum Teil Böden mit anderem Untergrund oder starker Bodenfeuchtigkeit. Trotz dieser wenigstens in physikalischer Hinsicht stark hervortretenden Standortsunterschiede schwankt die Zusammensetzung der Begleitflora der Eschenwurzel auf den verschiedenen Standorten nur wenig. Der Unterschied zwischen Kalk- und Wasseresche ist also an der Wurzelflora nicht zu erkennen. Die Spezialisierung der Wurzelflora muß also biologischer oder chemischer Natur sein.

Genauere Untersuchungen darüber, wieweit dieselben Arten auch in der Wurzelflora anderer Baumarten desselben Standorts vorkommen, stehen noch aus. Es ist aber nach einigen Vorversuchen, die bereits im hiesigen Institut gemacht wurden, anzunehmen, daß eine Anpassung an bestimmte Arten von Holzgewächsen bei den Pilzen nicht ausgeprägt

ist, sondern vielmehr eine Anpassung der Wurzelflora an die Reaktion und die chemische Natur des Standorts, bzw. die durch den Standort bedingten Verhältnisse der Rhizosphäre, vorzuliegen scheint. Aus Buchenwurzeln von Buntsandstein und *Sorbus*-Wurzeln von Fichtentrockentorf konnten die Hauptvertreter der Wurzelflora der Esche nur sehr vereinzelt isoliert werden.

**d) Beschreibung der in der Rhizosphäre der Esche vorgefundenen Pilze.**

### Allgemeines.

Die Weiterkultur der isolierten Pilze erfolgte in der Regel zunächst auf Biomalzagarröhren und -platten. Zur Bestimmung war es jedoch bei einer ganzen Reihe von Arten nötig, sie auch auf anderen Substraten zu ziehen. Außer Biomalzagar wurden deshalb noch als Nährböden verwandt: Brot, Kartoffeln, Wöltje-Agar von der Zusammensetzung: dest. Wasser 100 ccm, Asparagin 1 g, $KH_2PO_4$ 0,5 g, $MgSO_4$ 0,25 g, Saccharose 7,5 g, Agar-Agar 3,0g und Raulin-Dierckx-Gelatine, die in folgender Weise hergestellt wurde:

In 100 ccm dest. Wasser wurden gelöst: $MgCO_3$ 0,4 g, Weinsäure 0,71 g. Von dieser Lösung kamen 66—67 ccm zu einer Lösung von: Saccharose 46,6 g, $NH_4NO_3$ 2,66 g, $(NH_4)_2HPO_4$ 0,4 g, $K_2CO_3$ 0,4 g, $(NH_4)_2SO_4$ 0,16 g, $ZnSO_4$ 0,04 g, $FeSO_4$ 0,04 g in 800 ccm Wasser. Die Lösung wurde dann auf 1 Liter aufgefüllt. An Gelatine kamen 10—12 g hinzu. Nebenher wurde dieselbe Lösung auch mit Agar-Agar an Stelle der Gelatine hergestellt. Die Herstellung ist dann einfacher, auch zeigten die Kulturen gegenüber der Gelatine kein abweichendes Verhalten.

Auf den verschiedenen Nährböden verhielten sich die Pilze völlig verschieden. Gleichmäßig gutes Wachstum zeigten alle Arten auf Biomalzagar.

Unter den isolierten Arten waren vertreten: 2 Arten der Gattung *Cylindrocarpon* Wr., 2 Arten der Gattung *Citromyces* Wehm., 2 Arten der Gattung *Verticillium* Nees., 2 Arten der Gattung *Penicillium* Link., 1 Art der Gattung *Trichoderma* Pers., 3 *Fungi imperfecti* aus verschiedenen Gattungen (deren Bestimmung zunächst Schwierigkeiten machte, die deshalb zunächst als *Fungus imperf.* I, *Fungus imperf.* II und *Fungus imperf.* III bezeichnet wurden und deren systematische Stellung weiter unten eingehend diskutiert wird) und 3 Arten der Mucorineen. Die Mucorineen konnten leicht nach der neuen Bearbeitung der Mucorineen von Zycha (53) bestimmt werden und sind deshalb hier nicht noch einmal ausführlich beschrieben[1]).

### Die einzelnen Arten.

1. Gattung *Penicillium.*

a) *Penicillium expansum* (Link) Thom.

Auf Biomalzagar ist der Rasen oberseits hellblaugrünlich gefärbt, unterseits gelborange. Die Decke ist durch die Ausbildung konzentrischer Zonen verschieden

1) Herr Dr. Zycha war mir selbst beim Bestimmen behilflich, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

starker Tönung gekennzeichnet. In älteren Kulturen fallen die ebenfalls in konzentrischen Ringen angeordneten, gut ausgebildeten Koremien auf.

Auf Raulin oberseits blaugrün, unterseits blaugelb; Wuchs gut, ausgeprägte Zonen, starke Koremienbildung; Geruch nach faulenden Früchten. Auf Wöltje-Agar: oberseits blaugrün, unterseits gelborange; Wuchs sehr gut, ausgeprägte Zonen, ausgeprägte Koremien.

Pinsel mit drei Etagen, Phialiden glatt 2—3 μ breit, 7 μ lang, Metulae glatt 2—2,5 μ breit, 10 μ lang. Konidien elliptisch bis rund, hyalin 2—3 μ breit. Mycel weiß. Perithecien konnten nicht beobachtet werden.

Bestimmung erfolgte nach Gilman-Abbot (15), S. 303. Die Art tritt bei Abimpfungen hin und wieder auf, gehört aber wohl nicht der innersten Zone der Rhizosphäre an. Sie findet sich fast regelmäßig ein, wenn man aus den Aufschwemmungen der den Wurzeln anhaftenden Bodenteilchen Platten gießt. Die Art ist im Waldboden häufig.

b) *Penicillium intricatum* Thom.

Auf Biomalzagar in Petrischalen entwickelt sich der Pilz schnell zu einem dichten Rasen, dessen Farbe anfänglich grauweiß, später grünlichgrau ist. Deutlicher als bei Plattenkulturen ist bei Kultur in Röhren ein typischer weißer steriler Rand des Rasens zu sehen, von dem sich die grünliche Färbung der Mitte abhebt.

Typische Art der Sektion *Biverticillium;* manchmal nur Phialiden, meist jedoch zwei Etagen.

Pinsel 50 μ lang, 2,9 μ breit, in alten Kulturen länger. Phialiden 7—9 μ lang, 2,2 μ breit, Metulae 14,5 μ lang, 2,7 μ breit. Konidien fahlgrün, rund, 2,3—2,8 μ.

Nach Gilman-Abbot (15) ist die Art als *Penicillium intricatum* anzusehen (S. 294). Nach Biourge (2) steht dem gegebenen Bild *Penicillium ianthinellum* Biourge am nächsten. Die Beschreibung der Farben stimmt jedoch nicht völlig überein; die Arten müssen sich aber morphologisch sehr nahestehen.

2. Gattung *Citromyces.*

a) *Citromyces griseus* Sopp.

Auf Biomalzagar oberseits graublau bis weiß, unterseits braungelb, alte Kulturen dunkler; Wuchs sehr langsam, manchmal konzentrische Ringe zeigend. Auf Brot oberseits weiß, manchmal mit gelblichem Schimmer; Wuchs wollig, filzig. Auf Raulin oberseits in der Mitte grau, am Rande weiß; unterseits rötlichgelb; Oberfläche faltig-holperig. Auf Wöltje-Agar oberseits weiß, unterseits gelbbraun. Auf Wöltje-Agar und Raulin traten mehrfach in der Mitte der Kulturen helle Tropfenbildungen auf.

Konidienträger ähnlich wie bei *Citromyces sanguifluus*, dem der Pilz morphologisch überhaupt nahesteht. Ihre Länge beträgt im Durchschnitt 20—30 μ, unten sind sie 1,5 μ, oben 2,2—2,5 μ breit. Schwellung gering. Konidien 2,8—3 μ, rund, hyalin.

Kennzeichnend ist der mausegraue Konidienbelag. Die Bestimmung erfolgte nach Sopp (45), S. 119.

b) *Citromyces sanguifluus* Sopp.

Auf Biomalzagar zeigt der Pilz in den ersten Tagen ein blaugraues Mycel, das sich bald bunt färbt. In der Mitte wird es gelb-rot-grün, in jungen Kulturen am Rande stark gelb. In sehr alten Kulturen wird oft die ganze Decke goldgelb gefärbt. Auch treten Zonen auf: gelbe Ringe wechseln mit grün-blau-roten. Der Pilz macht einen typisch bunten Eindruck. Sehr früh werden in der Mitte der Kultur rote Tropfen ausgeschieden. Die Unterseite des Mycels ist zunächst grünlichgelb, später

tiefrot. Auf Brot wächst der Pilz normal; die Decke zeigt einen blaugrünen Ton. Auf Raulin bildet sich eine dunkelgraue Decke; die Tropfen in der Mitte des Mycels bleiben hell; die Unterseite ist rötlichgelb. Der Nährboden wird hier stark gefurcht, das Wachstum ist ausgezeichnet. Auf Wöltje bleibt die Decke grauweiß, die Unterseite gelbbraun. Der Agar wird auch hier stark gefurcht.

Die Konidienträger sind typisch citromycesartig: die Sterigmen sitzen direkt auf den nicht angeschwollenen Konidienträgern. Gesamthöhe der Konidienträger etwa 18—20 μ. Sterigmen 9 μ lang, an der stärksten Stelle 2,8 μ breit. Konidien rund, 2,5—3 μ.

Die Bestimmung des Pilzes bildet, obwohl die angegebenen Merkmale eigentlich recht ausgeprägt sind, große Schwierigkeiten. Morphologisch stimmt die Art völlig mit der von Gilman-Abbot als *Penicillium guttulosum* n. sp. beschriebenen Art überein, doch in der Beschreibung der Oberflächenfarben ergeben sich Unterschiede. Nach Biourge läßt sich die Art als *Penicillium roseo-purpureum* Dierckx bestimmen. Hier wird angegeben: Conidiis subrotundis 2—3 μ; phialidis 9—10 μ; 2,2—2,8 μ; stipite 2,4—2,8 μ; simplici, apice vix incrassato 10—30 (50) μ; alto, ex hypha decumbenti nato, tellure tomentoso-lanuginoso, implicato ± labyrinthiformi, antice prius, sed non diu, evanido, vel viridi ± luteo, mox pulchre variegato, sulfurato-carneo-roseo, cum lacrymis carmineis et atro sanguineis, postice, prius splendide citreo-aurantio, rubro-brunneo, sanguineo, tandem atro purpureo, odore nullo; coremiis nullis (2) (S. 317). Die Beschreibung stimmt gut mit meinen Beobachtungen überein.

Sopp beschreibt unter dem Synonym *Citromyces sanguifluus* Sopp den Pilz folgendermaßen: „Die Farbe ist anfangs gelblich, oft ziemlich stark gelb, wird aber im Alter immer mehr rötlich. Die Konidienträger bilden einen grünlichweißen Belag. Blutrote Flüssigkeit. Farbe der Unterseite rötlich, später dunkelrot" (45), S. 113. Sopp betont das wechselnde Verhalten des Pilzes. Ich bekam stets gut ausgeprägte gelbrote Kulturen mit starker Tränenbildung auf einer Biomalzlösung unter Zusatz von 0,1% $CaCO_3$. Alte Kulturen sind leicht kenntlich an der tiefroten Unterseite. Der Agar wird dunkelrot gefärbt, Gelatine verflüssigt und braun gefärbt. Wahrscheinlich ist die von Gilman und Abbot beschriebene Form *Penicillium guttulosum* n. sp. eine Varietät von *Citromyces sanguifluus* mit weniger ausgeprägten Oberflächenfarben.

Die Bestimmung erfolgte nach Sopp, S. 113, und Biourge, S. 317.

Sopp isolierte den Pilz aus Bodenproben in Schweden. Bei Janke und Holzer (24) ist der Pilz nicht aufgeführt. Aus Bodenplatten konnte ich *Citromyces sanguifluus* nur einmal isolieren. Ich halte die Art für ein typisches Element der Wurzelflora, da sie in den verschiedensten Reihen immer wieder gefunden wurde.

### 3. Gattung *Verticillium*.

#### a) *Verticillium glaucum* (Bonord).

Auf Biomalzagar ist der Pilz oberseits dunkelgrün, unterseits hellgrün gefärbt. Zuerst zeigt sich ein strahliges weißes Mycel, später treten im Mycel grüne Flocken auf. Auf Brot sieht die Decke dunkelgrün aus; der Wuchs ist hier typisch wollig. Auf Raulin ist die Oberseite grünweiß, die Unterseite weiß gefärbt; der Wuchs ist strahlig. Auf Wöltje-Agar ist die Farbe der Oberseite gelbgrün; der Unterseite gelblichweiß; der Wuchs ist hier strahlig-wollig.

Die Konidienträger sind doppelt verzweigt, die Nebenäste stehen in Wirteln. Die Konidien sind rund, 2—3 μ.

Die Bestimmung erfolgt nach Gilman-Abbot, S. 309. Nach der Rabenhorstschen Kryptogamenflora, Bd. 8, kommt man zu demselben Ergebnis (41).

Der Pilz ist von verschiedenen Autoren im Boden gefunden worden. Bei Wurzelabimpfungen tritt er bei Kalkstandorten regelmäßig auf. Er gehört zur typischen Rhizosphärenflora.

b) *Verticillium terrestre* (Link).

Oberseite auf Biomalzagar weiß, Unterseite gelbweiß. Im Mycel bilden sich nach kurzer Zeit kleine weiße Ballen, die für den Pilz typisch sind. Auf Brot ist die Oberseite wollig, weiß. Auf Raulin wächst das Mycel strahlenförmig über die Platte, Ober- und Unterseite sind weiß. Auf Wöltje-Agar ist die Decke erst strahlig, später filzig; die Farbe ist hier oberseits weiß, unterseits gelbweiß.

Die Konidienträger besitzen meist vier Quirle von Nebenästen, die gelegentlich wieder verzweigt sind. Sie sind 3 μ breit und 80—90 μ lang. Die Konidien sind hyalin und rund.

Der Pilz wurde nach Gilman-Abbot, S. 309, bestimmt. Er ist in den untersuchten Böden häufig gefunden worden und ist wohl ein vom Boden her nur gelegentlich in die Rhizosphäre vordringender Pilz.

4. Gattung *Trichoderma.*

a) *Trichoderma Koningii* Oud.

Auf Biomalzagar Oberseite hellgrün, Unterseite grün. Die Decke sieht wollig-flockig aus. Auf Raulin ist die Oberseite weiß, die Unterseite gelbbraun gefärbt; Wuchs erst strahlig, dann flockig. Auf Wöltje-Agar ist die Oberseite von hellgrüner Farbe. Das Aussehen der Decke ist wollig-flockig.

Die Konidien sind elliptisch 2—3 μ breit, 3—4,5 μ lang, hellgrün.

Die Bestimmung erfolgte nach Gilman-Abbot, S. 272. Die Art tritt bei Abimpfungen von Wurzeln, die feuchten Böden entnommen wurden, stets auf. Auch sie halte ich für eine nur lose der Eschenbegleitflora eingefügte Art, wenn ihr auch sicher in der Rhizosphäre eine Bedeutung zukommt.

5. Gattung *Cylindrocarpon*

a) *Cylindrocarpon radicicola* Wr.

Auf Biomalzagar oberseits zunächst weiß, später infolge von Chlamydosporenbildung goldgelb, Unterseite braungelb. Auf Raulin ist die Oberseite weiß, die Unterseite braun gefärbt. Auf Brot wuchs der Pilz sehr schlecht. Auf Wöltje-Agar färbt sich die Oberseite weiß, die Unterseite braun-violett; auffällig ist hier die Bildung eines starken Luftmycels. Der Pilz bildet deutliche Zonen verschiedener Färbung aus. Auf Raulin ist die Oberseite weiß, die Unterseite braun gefärbt.

Die Konidienträger sind verzweigt. Makro- und Mikrokonidien sind vorhanden. Die Mikrokonidien sind einzelig, 3 μ breit und 6—8 μ lang, die Makrokonidien 4,5 μ breit und 16—35 (30) μ lang, länglich-elliptisch. Chlamydosporen sind besonders auf Biomalzagar häufig, braun, rund bis elliptisch.

Auf Kartoffeln wächst der Pilz gut. Erst ist er durch eine blaurötliche, später durch eine weiße bis goldgelbe Farbe gekennzeichnet. Durch das Eindringen des Pilzes bildet sich an der Oberfläche der Kartoffel eine etwa 3 mm dicke harte Schicht, die sich leicht von der Kartoffel abheben läßt.

Die Bestimmung erfolgte nach Wollenweber (52) und den völlig mit dem Befund übereinstimmenden Abbildungen in Wollenweber: Fusaria autographice delineata (51), Nr. 1080, 1081, 1083.

*Cylindrocarpon radicicola* ist in der Literatur mehrfach erwähnt. Wollenweber (52) gibt als Fundorte an: Wurzeln von Tanne, Fichte, *Pirus*-Arten, *Rhamnus*, *Ulmus*, *Asparagus*, *Beta*, *Daucus*, Kartoffel, Zwiebeln von Narzissen, Tulpen, Früchte von Apfelbaum und Pflaume und Erde. Nach Feekes (8) soll der Pilz die Ursache einer Narzissenfäule sein, aber nicht Hyazinthen befallen. Van Hell (20) macht den Pilz für eine Wurzelfäule der Lilie verantwortlich. Auch bei Aderhold (1) wird *Cylindrocarpon radicicola* als Erreger einer Wurzelerkrankung von Apfel, Kirsche und Pflaume genannt. Nach diesen Angaben wäre der Pilz als Parasit anzusehen. Der Esche gegenüber scheint er aber nicht als Parasit aufzutreten. Gerade aus toten im Waldboden abgestorbenen Wurzeln konnte der Pilz nur ganz selten isoliert werden. Mit sterilen Eschenwurzeln zusammengebracht dringt er langsam in diese ein. Zuvor bildet er aber auf der Oberfläche der Wurzeln ein sehr starkes Luftmycel. Seine große Verbreitung an der Eschenwurzel läßt schließen, daß er der Esche, jedenfalls solange die Wurzeln lebensfähig sind, nicht gefährlich wird, vielmehr in irgendeiner Beziehung zur Esche steht. Irgendwelche Schädigungen an Eschenwurzeln, von denen ich den Pilz isolierte, waren nicht zu bemerken.

Versuche, den Pilz zu veranlassen Fruchtkörper zu bilden, mißlangen. Es wurden verschiedene Stämme auf dieselbe Platte geimpft; die Mycelien wuchsen aufeinander zu, verhielten aber später in ihrem Wachstum und ließen eine schmale Zone zwischen sich frei. Zugabe von Wurzelexkreten und Wurzelextrakten zu den Nährböden führte ebenfalls zu keinem Erfolg (über das Wachstum des Pilzes unter Zugabe von Wurzelexkreten siehe S. 164). Auch die Kultur bei verschiedenen Temperaturen wirkte auf die Fruchtkörperbildung nicht ein.

b) *Cylindrocarpon didymum* Wr.

Das Mycel ist auf Biomalzagar weiß mit rötlichem Ton, das Aussehen stark filzig-flockig. Die Konidien sind zylindrisch geformt, hyalin. Die Mehrzahl der Konidien besitzt nur eine Querwand und hat eine Breite von 4—6 μ und eine Länge von 21—30 μ. Daneben treten vereinzelt Konidien mit zwei Querwänden auf, die größere Ausmaße besitzen: 6 μ breit und 33—39 μ lang.

Die Bestimmung erfolgte nach Wollenweber (52), S. 164—165, und den Abbildungen bei Wollenweber: Fusaria autographice delineate, Nr. 1077 und 1078.

Die Art wurde nur von Eschenwurzeln eines Gipsstandortes isoliert. Hier trat sie allerdings ziemlich häufig auf. Nach Angaben Wollenwebers (52) wurde *Cylindrocarpon didymum* bereits an Wurzeln von *Daucus*, Kartoffel und *Rubus idaeus* gefunden. Da der Pilz nur in einer Versuchsreihe erschien, kann noch nicht entschieden werden, wieweit er für die Rhizosphärenflora typisch ist.

6. *Fungi imperfecti* aus verschiedenen Gruppen.

a) *Fungus imperfectus* I.

Auf Biomalzagar wächst der Pilz zunächst langsam, später aber sehr kräftig. Das anfänglich helle Grau der Oberseite der Kulturen verwandelt sich bald in ein dunkles Grau- bis Schwarzbraun. Gelegentlich fällt ein grünlicher Ton in der Farbe des Mycels auf. Die Unterseite ist stets tiefschwarz gefärbt, am Rande mit einer Andeutung von Grün. Das Luftmycel erreicht im Normalfall eine Höhe von 2 bis 3 mm, doch treten auch höhere Rasen auf. In älteren Kulturen zeigen sich am Rande der Kulturen, in Röhren besonders an der Glaswand, häufig schwarze, kugelförmige Mycelbildungen, deren Größe manchmal 0,5 mm erreicht. Auch erscheinen in älteren Kulturen graue Zusammenballungen von Hyphen an der Oberfläche der

Decke. Beide Erscheinungen machen den Eindruck von Sklerotien. Die mikroskopische Nachprüfung dieser Sklerotien ergab, daß es sich um Verflechtungen und Zusammenlagerungen von Hyphen handelt, die in Zellen mit verdickten Wänden und stärkerer Fetteinlagerung verwandelt worden sind und wahrscheinlich eine Sporenform darstellen. Diese Sporen, die sich auch im Substratmycel jüngerer Kulturen beobachten lassen, sind in der Fig. 1 und dem Mikrophoto Fig. 2 und 3 wiedergegeben. Unter dem Deckglas im Hängetropfen fand auch bei längerer Kultur keine Bildung von Sporen statt. Scheinbar entstehen sie aber in der Weise, daß zunächst Seitenäste der Hyphen reichlicher Fettropfen bilden, worauf die Verdickung der Membranen erfolgt. Durch Bildung neuer Querwände entstehen dann die einzelnen Glieder, wie sie die Mikrophotos zeigen. Die Kette von Sporen, die so entsteht, zerfällt jedoch nicht in einzelne Zellen, sondern bleibt lange bestehen und bricht später an einer Stelle so auseinander, daß in den Teilen immer noch mehrere Sporen aneinanderliegen. Ein solch losgerissenes Sporenhäufchen zeigt die Mikrophotographie (Fig. 3). Die Farbe der Sporen ist stets dunkler als die der sterilen Hyphen, im allgemeinen grünbraun bis graugrün, doch treten in späteren Stadien auch noch dunklere Färbungen auf. Die Form der Sporen variiert sehr stark: von fast rechteckigen bis nahezu runden Formen finden sich alle Übergänge. Sporenlängen von 20 μ und mehr treten dabei häufig auf. Die Fetttropfen in den Sporen lassen sich stets beobachten und leicht mit Sudan nachweisen. Die Hyphenbreite beträgt im Durchschnitt 2,8 μ. Die Farbe der Hyphen wechselt auf den verschiedenen Nährböden. Auf Biomalzagar waren die Hyphen grünlichbraun gefärbt, auf Raulin sind sie heller, grünlich. Auf breiteren Hyphen älterer Kulturen lassen sich Ausscheidungen beobachten, die die Oberfläche des Fadens wie kleine Warzen bedecken. Die Natur dieser Ausscheidungen konnte nicht ermittelt werden. In HCl lösten sie sich nicht, auch nicht in Chloralhydrat und Ammoniak.

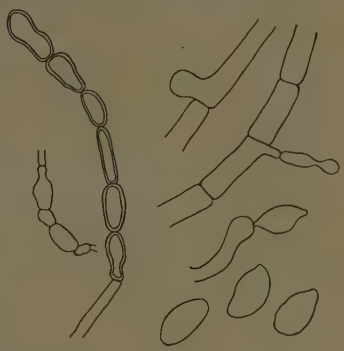


Fig. 1. Links: *Fungus imperf.* I (*Rhizoctonia silv.*), rechts: *Fungus imperf.* II (*Cladosporium herb.*).

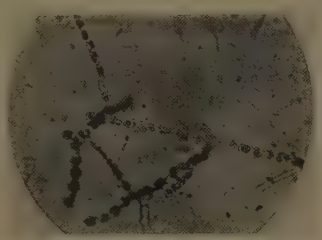


Fig. 2. *Fungus imperf.* I.

Fig. 3. *Fungus imperf.* I.

Neben Biomalzagar wurden zur Weiterkultur des Pilzes Raulin und Wöltje-Agar gewählt. Das Wachstum des Pilzes auf diesen Substraten war überall gleich gut. Auf Raulin ist die Farbe der Oberseite grau, am Rande grünlichrot. Die Unter-

seite ist blauschwarz, am Rande grünschwarz und leicht rötlich gefärbt. Der Pilz faltet das Substrat stark. Auf Wöltje-Agar war ein rötlicher Schimmer der Decke auffällig. Die Farbe der Unterseite der Decke war hier grau-blau-schwarz.

Auf sterilisierte Eschenwurzeln übergeimpft bildet der Pilz ein lockeres, aber ausgeprägtes Luftmycel von hellgrauer Farbe.

Neben *Cylindrocarpon radicicola* trat der Pilz regelmäßig bei den Abimpfungen auf. In den Kulturen des Ziegenhagener Standorts war er sogar häufiger als *Cylindrocarpon*. Ich halte ihn neben *Cylindrocarpon radicicola* für den charakteristischsten Vertreter der Wurzelflora der Esche. Auf Platten, die aus Aufschwemmungen von Bodenteilen gegossen wurden, fehlte er völlig. Er scheint also ein an die Rhizosphäre angepaßter Pilz zu sein, der die Esche auf alle ihre Standorte begleitet.

Bei der Bestimmung bietet der Pilz infolge des Fehlens von Fruchtkörpern die größten Schwierigkeiten. Eine ganz ähnliche Form wird bei Köster (27) besprochen. Morphologisch scheint völlige Übereinstimmung zu herrschen, doch weichen die beiden Pilze im physiologischen Verhalten voneinander ab.

Bei Melin (31), S. 146, findet sich die Beschreibung eines Pilzes, der als *Rhizoctonia silvestris* bezeichnet wird und von Wurzeln junger Kiefernpflanzen aus dem Grunewald isoliert wurde. Der von Melin gefundene Pilz entstammte einer Mykorrhiza vom Gabeltyp, wuchs aber in den Kulturen schneller als andere Gabelpilze. Das Mycel zeigte anfangs eine graue bis graugrüne Farbe, wurde aber später dunkler: dunkelbraun bis schwarzbraun. Abweichend von dem Verhalten anderer Mykorrhizapilze konnten die Kulturen von *Rhizoctonia silvestris* ohne Überimpfen in den Röhren ein halbes Jahr gut erhalten werden. Die anderen Mykorrhizapilze stellten ihren Zuwachs bereits nach 1—2 Monaten ein. Die Hyphenfarbe von *Rhizoctonia silvestris* war hyalin bis schwach dunkelbraun. Auf den breiteren Hyphen fand Melin Ausscheidungen, die den Faden entweder mit einer Scheide, die schwach gefärbt war, umgaben oder mit größeren oder kleineren Körnern bedeckten. Die Kurzhyphen wandelten sich oft zu sporogenen Fasern um, wie es ähnlich von Burgeff bei Orchideenpilzen beobachtet wurde. Melin will diese Erscheinung als Chlamydosporenbildung ansehen. Die Sporen werden als rund bis elliptisch mit oft angeschwollenen Enden beschrieben. Die Wandungen waren stark verdickt, woraus der Charakter der Sporen als Dauerformen gefolgert wird. Der Pilz zeigte ferner an den Rändern der Kulturen, besonders an der Glaswand der Röhren schwarze Sklerotien, die aus der Verzweigung und Anastomosierung von sporogenen Hyphen entstanden waren. Die Sporen lösten sich nur schwer voneinander und Melin nimmt an, daß sie als zusammenhängende Sporenhäufchen verbreitet werden. „In der Kultur werden die Sporenverbände ziemlich leicht in kleine Ketten oder Häufchen zerbrochen", Melin (31), S. 149. Der reiche Fettgehalt der Sporen wird besonders erwähnt.

Ein Vergleich der Beschreibungen von *Rhizoctonia silvestris*, wie sie Melin gibt, und meines *Fungus imperfectus* I, sowie eine Gegenüberstellung der Abbildungen von Melin (31) auf S. 147 mit dem mikroskopischen Bilde meines *Fungus imperfectus* I, läßt die Identität der beiden Pilze erkennen. Eine genauere Angabe über die systematische Stellung des Pilzes ist zunächst nicht möglich.

Offenbar handelt es sich bei *Rhizoctonia silvestris* um einen Pilz, der in Beziehung zum Wurzelbereich verschiedener Waldbäume steht. Während er aber bei der Kiefer Mykorrhizen bildet, wird er bei der Esche lediglich Rhizosphärenbewohner. Die Tatsache, daß *Rhizoctonia silvestris* leichter in Kultur zu halten ist als andere Mykorrhizapilze, deutet darauf hin, daß der Pilz nicht so stark wie andere Mykor-

rhizabildner an die Pflanze gebunden ist, also auch lockerere Bindungen eingehen kann. Auch Melin (32), S. 116, betont das, wenn er sagt: „Die Kulturversuche deuten aber darauf hin, daß nicht alle Pilze gleich stark von der Symbiose abhängen. So dürfte eine Reihe von Arten als steriles Mycel im Boden ohne eine direkte Verbindung mit den Wurzeln vorkommen können, sofern die Verhältnisse im übrigen günstig liegen, während andere nur mit den Wurzeln zusammenzuwachsen scheinen. Zur ersteren Gruppe gehören die leicht kultivierbaren Arten, zur letzteren wahrscheinlich viele Arten, die sich nicht in Reinkultur haben halten lassen".

Nebenbei sei hier noch erwähnt, daß Lagerberg, Lundberg und Melin (29) einen Pilz in blaufaulem Holz fanden, den sie *Trichosporium tingens* n. sp. nannten und der unter bestimmten Bedingungen ähnliche Formen annahm, wie sie die für *Rhizoctonia silvestris* beschriebenen sporogenen Hyphen darstellen. Die Zellen kürzerer Äste schwollen an und bildeten „chains which more or less resemble pearl necklaces", S. 235. Es heißt von diesen Gebilden dann weiter: „In view of such a picture one should, maybe, be inclined to think of a commencing conidial formation, but these brevicellular hyphae have nothing to do with this. They always contain, however, large quantities of oil and should properly put down as hypertrophies", S. 235.

Obwohl es sich hier sicher um ähnliche Bildungen wie bei *Rhizoctonia* handelt, so möchte ich doch annehmen, daß bei *Rhizoctonia silvestris* diesen Zellen Sporencharakter zukommt.

b) *Fungus imperfectus* II.

Auf Biomalzagar ist die Decke oberseits dunkelgrün, unterseits schwarz gefärbt. Auf Raulin ist die Farbe der Oberseite graubraun, die der Unterseite schwarzbraun. Auf Wöltje-Agar ist der Pilz oberseits dunkelgraugrün, unterseits schwarz. Die Hyphen sind teils farblos, teils grünlichbraun und etwa 5 μ breit. Die Sporen sind in Form und Größe sehr verschieden, meistens aber elliptisch, 3—5 μ breit und 6—8 μ lang, beiderseits leicht zugespitzt. Der Pilz keimt leicht in Hängetropfenkulturen. Die ersten Zellen sind zunächst hyalin, färben sich aber bald grünlich und weisen Öltropfen auf.

Der Pilz ist überall häufig im Boden und in der Luft. Ein typischer Rhizosphärenbewohner scheint er nicht zu sein.

Robak (44) und Melin und Nannfeldt (33) beschreiben als *Cladosporium herbarum* Link einen Pilz, der mit dem vorliegenden identisch zu sein scheint. Makroskopische Kennzeichen von *Cladosporium herbarum* sind die moosgrüne bis olivengrüne Decke des zunächst mit reichlichem Luftmycel wachsenden Pilzes und die tiefschwarze Unterseite. Alte Kulturen zeigen einen mehr bräunlichen Ton der Oberseite. Der von Robak beschriebene Entwicklungsgang des Pilzes stimmt völlig mit meiner Beobachtung überein. Die Bildung von zweizelligen Sporen fand ich in meinen Kulturen nicht. Abgesehen davon, daß keineswegs bei allen *Cladosporium*-Arten diese zweizelligen Sporen auftreten, fand auch Robak, daß sie in künstlicher Kultur die Ausnahme bilden. („The 'real' *Cladosporium*-type having simple conidiophores with acrogenous and pleurogenous-formed, double and more-celled, conidia, were seen now and again on the natural substratum, whereas, in culture they appeared as absolute exceptions only". (44) S. 270).

Die in der Abbildung 1 wiedergegebene Form der Sporenbildung ist häufig zu beobachten. Es handelt sich dabei um die Bildung der ersten Blastosporen. Vgl. Melin und Nannfeldt (33), S. 425.

*Fungus imperfectus* III.

Luftmycel stark entwickelt, oft wollig. Auf Biomalzagar anfänglich oberseits dunkelgrau, später tiefschwarz gefärbt. Die Unterseite ist ebenfalls bei älteren Kulturen von tiefschwarzer Farbe. Der Pilz wächst sehr schnell. Auf Raulin ist die Oberseite grau, die Unterseite schwarz gefärbt. Die Unterseite zeigt hier gelegentlich einen gelben Rand. Der Pilz wächst auf diesem Medium nicht sehr freudig. Auf Wöltje-Agar ist die Oberseite grauweiß mit grünlichgrauem Rande, die Unterseite zeigt hier eine schwarzviolette Farbe.

Die Sporen entstehen an Seitenästen, die wenig vom Mycel abgesetzt sind (Mikrofoto, Abbildung 4). Zuerst wird die Spore am Hyphenende ausgebildet, unter der dann bald eine zweite entsteht. Neben diesen gewöhnlich elliptisch geformten Sporen, treten in den Sporenreihen auch polyedrische Formen auf. Die anfänglich hyalinen Sporen färben sich allmählich braun. Die Glieder der Hyphen sind oft gänzlich in gemmenartige Zellen umgewandelt. Die Zellreihen machen dann den Eindruck von Nostocketten. Ein Zerfallen dieser Ketten in die einzelnen Glieder läßt sich nicht beobachten. Auch bei den Sporen an den Hyphenenden konnte nicht beobachtet werden, daß sie sich von den Trägern lösten. Neben den braunen Sporen am Hyphenende und den ebenfalls braunen Zellen der Ketten treten auch vereinzelt farblose angeschwollene Zellen im Mycel auf, die wohl eine hyalin verbleibende Sporenform darstellen. Die Größe der meist runden Sporen am Hyphenende beträgt im Durchschnitt 5,8—9 μ. Die Hyphen des Pilzes, die nicht zu gemmenartigen Zellen umgewandelt sind, bleiben hyalin und enthalten zahlreiche Öltropfen.

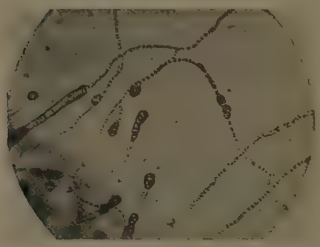


Fig. 4. *Fungus imperf.* III.

Die endgültige Bestimmung des Pilzes war nicht möglich. Eine gewisse Ähnlichkeit mit Formen der Gattung *Hormiscium* (Kunze) liegt zweifellos vor. Lagerberg, Lundberg und Melin (29), die eine Reihe von Pilzformen der *Hormiscium-Torula*-Gruppe zu einer neuen Gattung *Hormonema* zusammenfassen, deren Typus *Hormonema pullulans* Lagerberg et Melin darstellt, beschreiben ebenfalls für diesen Pilz ähnliche Erscheinungen. Die für *Hormonema pullulans* typischen Konidien, die an beliebigen Stellen des Mycels ohne Bindung an bestimmte Konidiophoren auftreten, fehlen jedoch in meinen Kulturen völlig. Aus diesem Grunde halte ich den Pilz nicht für eine *Hormonema*-Form, obgleich Lagerberg, Lundberg und Melin betonen, daß *Hormonema pullulans* unter bestimmten Bedingungen *Hormiscium*-Typen ausbildet, und obgleich auch mit den neuesten Beschreibungen und Abbildungen von *Hormonema* bei Robak (44) viele Ähnlichkeit besteht. Vgl. Robak (44), S. 259, Fig. 21 und S. 261, Fig. 22).

Offenbar stellen sowohl die an den Hyphenenden entstehenden Sporen, als auch die Glieder der „Nostocketten" Dauerformen dar. Solche chlamydosporenartige Bildungen treten aber bei einer ganzen Reihe von Pilzen auf. Die eigentliche Konidienform, die aber fast immer neben solchen Dauerformen existiert, scheint in den von mir gefundenen Stämmen nicht ausgebildet zu werden. Dadurch ist die endgültige Festlegung des Pilzes nicht möglich. Es sei darauf hingewiesen, daß z. B. für *Cercosporina*-Arten chlamydosporenähnliche Gebilde beschrieben worden sind, die

eine überraschende Übereinstimmung mit den Formen meines *Fungus imperfectus* III aufweisen (Sorauers Handbuch (46), S. 693).

Janke und Holzer (24) beschreiben unter ihren Bodenpilzen als *Torula* spec. E 11 (?) einen Pilz, der mit dem vorliegenden identisch zu sein scheint. Nach der Abgrenzung der Torulopsidaceen bei Ciferri und Redaelli (5) kommt jedoch eine Zugehörigkeit des Pilzes zu dieser Gruppe nicht in Frage. Janke und Holzer, die übrigens, wie aus dem Fragezeichen hervorgeht, selbst ihre Bestimmung für fraglich ansehen, halten es für möglich, daß der Pilz zur Gattung *Dematium* Persoon gehört.

Der Pilz ist nur gelegentlich in der Rhizosphäre aufgetreten. Er scheint nicht an die Rhizosphäre gebunden zu sein, da er auch in Bodenplatten immer wieder erschien. Auffällig ist, daß er bei Wurzeln, die ihre Lebenstätigkeit einstellen, häufiger auftritt (Standort 6, Versuch 4, Reihe A).

## B. Physiologische Untersuchungen über die Hauptvertreter der Flora der Eschen-Rhizosphäre.

Man kommt der Klärung der Beziehung zwischen Pflanze und Pilz nicht nur durch die Synthese der Lebensgemeinschaft näher, sondern es ist auch möglich, aus dem physiologischen Verhalten der Pilze in der künstlichen Kultur Schlüsse auf ihre Bedeutung für die Pflanzen zu ziehen. Freilich muß man bei der Übertragung der Ergebnisse der künstlichen Kultur auf den Lebensraum an der Wurzel vorsichtig sein, denn nicht nur der Einfluß der Pflanze, sondern auch die Wechselwirkungen der Mikroben untereinander und die Wirkungen des natürlichen Substrates können die physiologischen Vorgänge, die uns in der Reinkultur entgegentreten, in der Natur in ganz andere Bahnen lenken. Dennoch schöpfen wir aus physiologischen Versuchen über die Pilze manchen Anhalt auch für ihr Verhalten in der Natur und manche kennzeichnende physiologische Eigenschaft eines Pilzes, die im Laboratorium ermittelt wird, dürfte auch Geltung in der Natur besitzen.

Ich stellte deshalb mit den Hauptvertretern der Rhizosphärenflora der Esche eine Reihe von Versuchen an, wobei ich den Gedanken folgte, die Herr Prof. Jahn in seinen Arbeiten über die peritrophe Mykorrhiza entwickelt hat.

Da zu vermuten war, daß die Pilze besonders durch Produktion von Säuren der Pflanze nützlich werden, wurde zunächst das Säuerungsvermögen einer Reihe von Rhizosphärenpilzen untersucht. Das Verhalten der Pilze gegenüber Kalkzugaben untersuchte ich nicht nur, weil die Eschenstandorte vielfach kalkhaltig waren, sondern weil auch durch die Kalkzugabe eine Veränderung der Reaktion der Nährlösung und eine erhöhte Pufferung eintritt, deren Wirkungen auf die Pilze von Interesse sind. Es lag nach diesen Versuchen nahe, das Wachstum

der Pilze bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration näher zu beobachten. Endlich wurde noch die Wirkung von Wurzelextrakten und Wurzelexkreten auf die Pilze untersucht[1]).

### a) Das Säuerungsvermögen der wichtigsten Rhizosphärenpilze.

#### 1. Methodik.

In 100 ccm-Erlenmeyer-Kolben wurden 30 ccm einer 5%igen Lösung von Biomalz in destilliertem Wasser gefüllt. Nach dem Sterilisieren der Lösung im Autoclaven bei 1 Atm. und 100° C erfolgte die Beimpfung mit den Pilzen. Die einzelnen Reihen waren so ausgestattet worden, daß bis zum 25. Tage nach jeweils 5 Tagen die Messung an drei Kolben derselben Versuchsreihe stattfinden konnte. Die pH-Messung erfolgte elektrometrisch. Zur Untersuchung kamen: *Penicillium expansum*, *Trichoderma koningii*, *Verticillium glaucum*. Im Zusammenhang mit der Untersuchung der Wirkung von $CaCO_3$ auf die Pilze wurde das Säuerungsvermögen unter gleichen Bedingungen wie bei den vorgenannten Pilzen untersucht bei *Citromyces sanguifluus*, *Fungus imperfectus* I (*Rhizoctonia silvestris*), *Cylindrocarpon radicicola*.

#### 2. Ergebnisse (Fig. 5).

Unter den untersuchten Pilzen fällt *Penicillium expansum* als sehr kräftiger Säurebildner auf, der schon in 5 Tagen den pH-Wert der Nährlösung von 5,6 auf 3,2 herabsetzt (Fig. 5). Trotzdem säuert auch dieser

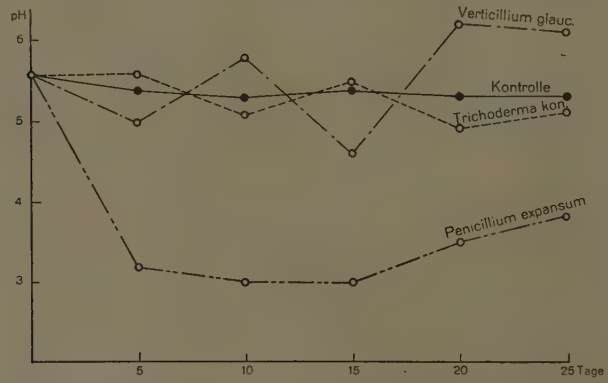



Fig. 5. Säuerungsvermögen einiger Rhizosphärenpilze (Versuche Juni 1935).

Pilz nicht weiter als bis pH 3, und etwa vom 15. Tage an beginnt die Nährlösung wieder alkalischer zu werden. Worauf der pH-Anstieg beruht, ist nicht geklärt; wahrscheinlich zeigt dies die beginnende Auto-

1) Die Darstellung der Versuchsergebnisse erfolgt aus Raumrücksichten nur in Kurven (Fig. 5, 6, 9, 11, 12). Das den Darstellungen zugrundeliegende Zahlenmaterial befindet sich im Institut für Botanik und Technische Mykologie der Forstl. Hochschule Hann.-Münden und steht jederzeit zur Verfügung.

lyse an, doch ist es auch möglich, daß der Pilz die von ihm gebildete Säure wieder weiter zu verarbeiten vermag, wie dies ja bei anderen Arten bekannt ist.

Eine verhältnismäßig gleichartige Säuerungstätigkeit zeigen *Cylindrocarpon radicicola*, *Fungus imperfectus* I und *Citromyces sanguifluus* (Fig. 6, 9). Sie setzen im Verlauf von 20 Tagen das pH der Nähr-

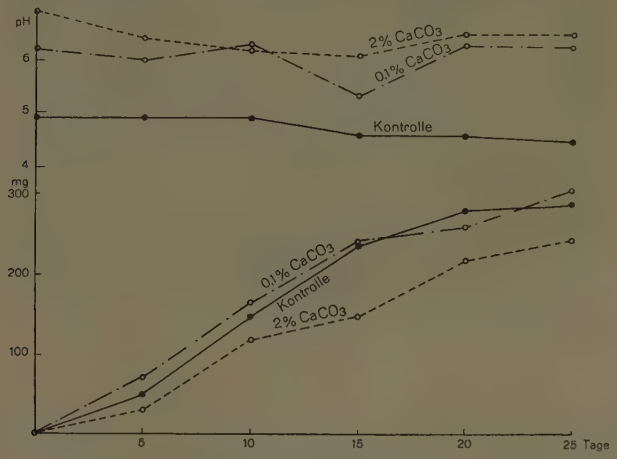



Fig. 6. Wirkung von $CaCO_3$ auf das Wachstum von *Cylindrocarpon radicicola* Wr. (Versuche Juni 1935).

lösung gleichmäßig um eine halbe bis eine Einheit herab. Nach 20 Tagen macht sich bei *Citromyces sanguifluus* und *Fungus imperfectus* I ein leichter Anstieg bemerkbar, während *Cylindrocarpon radicicola* noch langsam das pH weiter herabsetzt.

Merkwürdig ist das Verhalten von *Trichoderma koningii* und *Verticillium glaucum* (Fig. 5), welche das pH der Nährlösung zeitweise absinken, zeitweise aber wieder ansteigen lassen. Da diese Kulturen ständig unter gleichen Bedingungen gehalten wurden, ist es unwahrscheinlich, daß wechselnde Außenbedingungen die Schwankungen verursachen. Auch die Konidienbildung kann nicht für den pH-Wechsel verantwortlich gemacht werden, da sie bei beiden Pilzen ganz allmählich eintrat.

Die Versuche zeigen, wie verschieden die Wirkung der Pilze im Wurzelbereich sein kann. Neben kräftigen Säurebildnern können Pilze wie *Trichoderma koningii* und *Verticillium glaucum* auftreten, die unter Umständen das pH nach der einen oder anderen Richtung hin verändern

### b) Die Wirkung von $CaCO_3$.

1. Methodik.

In 100er Erlenmeyer-Kolben wurden je 30 ccm einer Lösung von 5% Biomalz in dest. Wasser eingefüllt. Eine Serie blieb ohne Kalk, eine zweite Serie erhielt in jeden Kolben einen Zusatz von 0,1% $CaCO_3$, eine dritte Serie einen Zusatz von 2% $CaCO_3$. Das Ausbauen der Mycelien zur Trockengewichtsbestimmung und die pH-Messung erfolgten bei je drei Parallelkolben jeder Serie in Abständen von 5 Tagen. Die Dauer der Versuche belief sich auf 25—30 Tage. Die Wahl zweier Stufen der Kalkzugabe, die so weit auseinanderlagen, geschah um zu sehen, ob kleine Mengen $CaCO_3$ etwa anders wirken als große. Bei Versuchen ähnlicher Art, die im hiesigen Institut gemacht wurden, hatte sich gezeigt, daß eine Zugabe von 2% gegenüber einer Zugabe von 1% $CaCO_3$ keine große Verschiedenheit in der Wirkung hervorruft. Es wurde deshalb die Stufe 2% gewählt, weil sie das Wesentliche einer größeren Kalkzugabe deutlicher zeigt.

2. Ergebnisse.

Versuch a: *Cylindrocarpon radicicola* (Fig. 6).

Wie die Fig. 6 zeigt, sind die durch Zugabe von $CaCO_3$ hervorgerufenen Abweichungen im Trockengewicht gegenüber den Kontrollen gering. In den ersten 15 Tagen scheint die Entwicklung der Reihe mit 0,1% Kalkzugabe etwas begünstigt, die der Reihe mit 2% etwas gehemmt zu sein. Doch sind die mittleren Abweichungen nur gering. Gegen Ende des Versuches werden die Abweichungen der Reihe mit 2% $CaCO_3$ deutlicher. Die Schwankungen in der pH-Entwicklung der einzelnen Reihen sind gering. Da schon die Kontrollreihe keine größeren Schwankungen aufweist (Fig. 6) ist eine fördernde Wirkung durch bessere Pufferung nicht zu erwarten. Auffallend war die Ausbildung eines starken Luftmycels in der Reihe mit 0,1% Kalk (Fig. 7), die in den anderen Reihen fehlte.

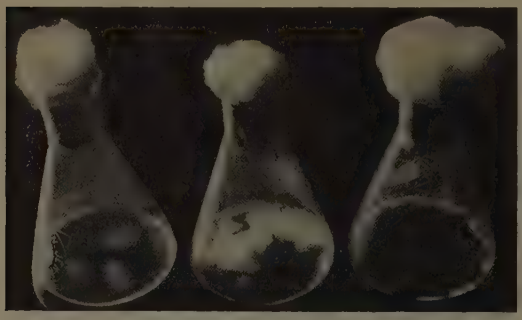


Fig. 7. *Cylindrocarpon radicicola;* links: ohne $CaCO_3$, Mitte: mit 0,1% $CaCO_3$, rechts: mit 2% $CaCO_3$.

Versuch b: *Citromyces sanguifluus.*

Das Wachstum war hier in den ersten 5 Tagen so gering, daß eine Trockengewichtsbestimmung erst nach 10 Tagen erfolgen konnte.

Der Verlauf der Trockengewichts- und pH-Entwicklung weist keine großen Verschiedenheiten in den verschiedenen Versuchsreihen auf. Um so auffälliger war das Aussehen der Mycelien bei verschiedenem Kalkgehalt, wie dies am besten Fig. 8 zeigt. In der Stufe mit 0,1 % $CaCO_3$

Fig. 8. *Citromyces sanguifluus;* links: ohne $CaCO_3$, Mitte: mit 0,1 % $CaCO_3$, rechts: mit 2 % $CaCO_3$.

trat bald die für *Citromyces sanguifluus* typische rotgelbe Färbung des Mycels, sowie starke Tropfenbildung auf. Auch die Stufe mit 2 % Kalk zeigte eine Farbtropfenbildung. Hier war aber das Wachstum gegenüber der vorhergehenden Stufe in ganz anderer Weise vor sich gegangen. Ein dichtes weißes Mycel bedeckte die Oberfläche völlig und zeigte nur am Rande eine leichte Gelbfärbung. In der Kontrollreihe fehlte die Farbtropfenbildung und auch die Färbung des Mycels fast völlig.

Bei diesem Versuche verhielt sich also die Stufe mit 0,1 % Kalk, wenn auch nicht gewichtsmäßig, so doch in der äußeren Entwicklung völlig anders als die beiden anderen.

Versuch c: *Fungus imperfectus* I (*Rhizoctonia silvestris*) (Fig. 9).

Die Erntegewichte konnten infolge des langsamen Wachstums des Pilzes erst vom 15. Tage an bestimmt werden. Der Versuch wurde am 30. Tage beendet. Während bei *Citromyces sanguifluus* und *Cylindrocarpon radicicola* die Kalkzugabe keine wesentliche Veränderung im Trockengewicht hervorrief, weicht bei *Fungus imperfectus* I die Entwicklung der Reihe mit 0,1 % Kalk erheblich von den anderen Reihen ab (Fig. 9). Die Trockengewichte erreichen hier im Durchschnitt die doppelten Werte der Kontrollreihe. Ebenfalls ist wieder die Bildung

eines starken Luftmycels in der Reihe mit 0,1 % Kalk auffällig (Fig. 10). Abweichend verhält sich für *Fungus imperfectus* I auch die pH-Entwicklung in den verschiedenen Reihen gegenüber den anderen Pilzen

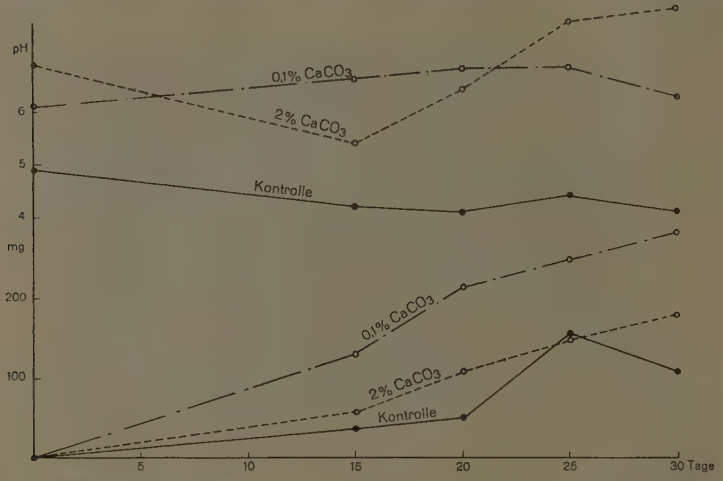



Fig. 9. Wachstum von *Fungus imperfectus* I (*Rhizoctonia silvestris*) bei Zugabe von $CaCO_3$ (Versuche Juni 1935).

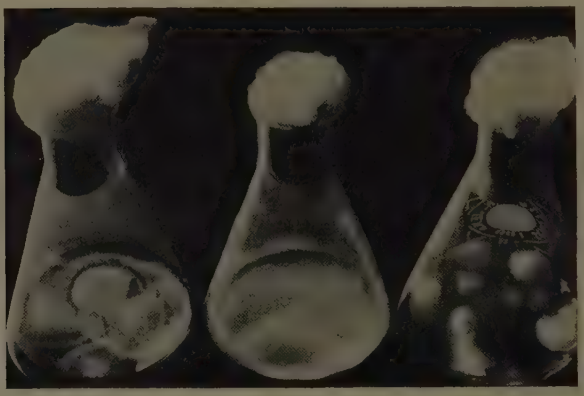


Fig. 10. *Fungus imperfectus* I (*Rhizoctonia silvestris*); links: ohne $CaCO_3$, Mitte: mit 0,1 % $CaCO_3$, rechts: mit 2 % $CaCO_3$.

(Fig. 9). Die Kontrollreihe zeigte ein merkwürdiges Zusammenfallen der starken Zunahme im Trockengewicht nach 15 Tagen mit einem leichten Anstieg der pH-Werte. Gleichfalls zeigt die Reihe mit 0,1 % Kalk

mit zunehmendem Trockengewicht eine Zunahme im pH bis zum 20. Tage. Selbst bei der Reihe mit starker Kalkzugabe folgt dem verstärkten Wachstum nach 15 Tagen ein deutlicher Anstieg der pH-Werte. Die Werte der Messungen am 30. Tage scheinen durch autolytische Vorgänge beeinflußt. Das Verhalten des Pilzes ist merkwürdig, denn bei den meisten Bodenpilzen geht dem verstärkten Wachstum auch bei Kalkzugabe ein Absinken des pH-Wertes parallel.

### 3. Zusammenfassung.

Alle untersuchten Pilze zeigen in den Reihen mit 0,1 % $CaCO_3$-Zugabe ein den anderen Reihen gegenüber abweichendes Verhalten in der Ausbildung des Mycels; bei *Fungus imperfectus* I kommt hinzu eine deutliche Wachstumssteigerung. Diese Wachstumssteigerung könnte auf einer spezifischen Ca-Wirkung beruhen.

Bei Zugabe von 2 % $CaCO_3$ ergeben sich nur geringe Abweichungen im Trockengewicht gegenüber den Kontrollen. *Cylindrocarpon radicicola* scheint durch die starke Kalkzugabe gehemmt, *Fungus imperfectus* I leicht gefördert zu werden, während sich *Citromyces sanguifluus* indifferent verhält.

## c) Die Kultur der Rhizosphärenpilze bei verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen.

Herr Prof. Jahn hat durch Versuche zu zeigen gesucht, daß die Waldbäume durch Einschaltung einer Pilzschicht zwischen Wurzel und Boden an der Oberfläche der Wurzel, in der Rhizosphäre, eine von der des Bodens abweichende Wasserstoffionenkonzentration besitzen. Auch für die Esche wurden derartige Versuche ausgeführt. Es lag also nahe, auch für die gefundenen Begleitpilze der Esche Versuche über die Beziehung zur Wasserstoffionenkonzentration zu machen.

### 1. Methodik.

Als Substrat wurde für diesen Versuch ein bei Pistor (39) angegebener Nährboden verwandt von folgender Zusammensetzung: $KH_2PO_4$ 0,1 g, NaCl 0,1 g, $CaCl_2$ 0,1g, $MgSO_4 + 7\,H_2O$ 0,3 g, $FeCl_3$ 0,1 g, Pepton 5,0 g, Traubenzucker 20,0 g auf 1 l dest. $H_2O$.

Die Abstufung der pH-Stufen geschah zunächst mit Phosphorsäure und $Na_2CO_3$. Für jede Stufe wurden 3 Versuchskolben und 3 Kontrollkolben hergerichtet. Die Abstufung geschah in 6 Reihen der pH-Grade 3,3; 4,3; 5,2; 6,0; 6,5; 7,0. Bei einer Wiederholung des Versuchs wurde mit $H_3PO_4$ und $K_2PO_4$ abgestuft auf: pH 3,3; 4,2; 5,2; 6,1; 6,5; 7,3.

### 2. Ergebnisse.

Versuch a: *Cylindrocarpon radicicola* (Fig. 11).

Der Versuch wurde am 12. Tage abgebrochen. Nur in den Stufen pH 6,5 und 7 ließ sich die Bildung eines stärkeren Luftmycels beob-

achten. Bei pH 7 war die Unterseite des Mycels rötlich gefärbt. Die Nährlösung bekam hier eine dunkelbraunrote Farbe. Außer bei der Stufe pH 3 rochen alle Kulturen stark nach Hefe.

Stellt man die Durchschnittswerte der gefundenen Erntegewichte für jede Stufe dar (Fig. 11), so will es scheinen, als habe der Pilz zwei Optima der Entwicklung, eines bei pH 5, ein zweites bei pH 7. Die Schwankungsbreite der Einzelwerte ist aber zu groß, als daß man aus dem Versuch einen sicheren Schluß ziehen könnte. Da auch der Verdacht einer Beeinflussung des Ergebnisses durch die zur Abstufung nötige Zugabe von $Na_2CO_3$ gegeben war, wurde bei der Wiederholung des Versuchs die Abstufung mit $K_3PO_4$ vorgenommen, so daß keine neuen Ionenarten zu der Lösung kamen. Das Ergebnis zeigte viel geringere Schwankungen der Einzelwerte als beim ersten Versuch. Die Darstellung der Mittelwerte gibt also ein besseres Bild (Fig. 11). Das Optimum der Entwicklung lag bei einem Ausgangs-pH von 6,6, das während des Versuchs auf 5,5 sinkt. In den anderen Stufen war das pH am Ende des Versuchs ebenfalls um rund eine Einheit abgesunken.

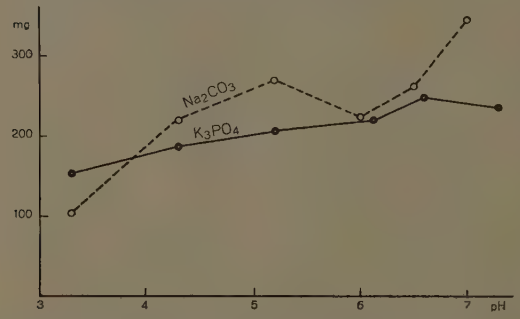



Fig. 11. Wachstum von *Cylindrocarpon radicicola* Wr. bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration des Substrates. (Abstufung mit $Na_2CO_3$ und $K_3PO_4$.)

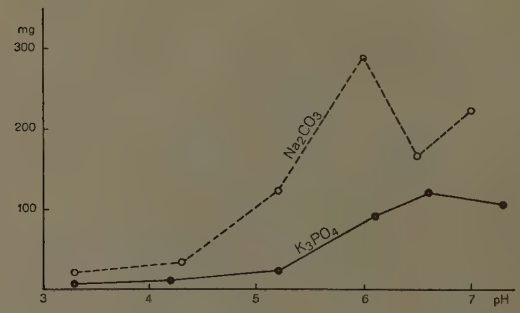



Fig. 12. Wachstum von *Fungus imperfectus* I (*Rhizoctonia silvestris*) bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration des Substrates. (Abstufung mit $Na_2CO_3$ und $K_3PO_4$.)

Versuch b; *Fungus imperfectus* I *(Rhizoctonia silvestris)* (Fig. 122, S. 162).

Die Versuche konnten infolge des langsamen Wachstums des Pilzes erst nach 19 Tagen abgebrochen werden. Bei pH-Werten von 3—5

zeigte der Pilz stets nur ein ganz schwaches Wachstum, aber schon bei pH 6 war die Nährlösung mit einem dichten grauen Mycel bedeckt.

Stellt man die bei Abstufung mit $Na_2CO_3$ ermittelten Durchschnittswerte dar, so treten auch hier zwei Optima hervor, deren eines bei pH 6 liegt, während das andere bei pH 7 erreicht wird (Fig. 12). Die Schwankungsbreite der Einzelwerte, die noch größer als bei *Cylindrocarpon radicicola* ist, und der Verdacht einer Sonderwirkung der $Na_2CO_3$-Zugabe lassen auch hier einen sicheren Schluß auf das Verhalten des Pilzes nicht zu. Stellt man deshalb die einzelnen pH-Stufen durch Zugabe von $K_3PO_4$ her, zo verringert sich zwar die Schwankungsbreite der Einzelwerte, bleibt aber doch noch größer als beim gleichen Versuch mit *Cylindrocarpon radicicola*. Die Darstellung der Mittelwerte (Fig. 12) ergibt hier ein Optimum des Trockengewichts bei einem Ausgangs-pH von 6,6, das während des Versuchs auf 4,8 herabgesetzt wird. Da die unbeimpften Kontrollkolben dieser Stufe nur auf pH 6,3 abgesunken sind, hat also der Pilz eine Verringerung des pH-Wertes um 1,5 Einheiten bewirkt, während in der gleichen Stufe bei *Cylindrocarpon radicicola* die durch den Pilz verursachte pH-Veränderung nur etwa 0,7 Einheiten ausmacht.

### 3. Zusammenfassung.

Die beiden untersuchten Pilze zeigen in künstlicher Kultur optimales Wachstum bei nahezu neutraler Reaktion des Substrates. Während *Cylindrocarpon radicicola* auch im sauren Bereich ein verhältnismäßig kräftiges Mycel ausbildet und weniger stark säuert, wächst *Fungus imperfectus* I bei pH 5 und darunter im Vergleich zu fast neutralen Reaktionen des Substrates nur sehr mäßig, setzt aber ein nahezu neutrales Ausgangs-pH stark herab.

Es ist anzunehmen, daß die beiden Pilze auch in der Natur ähnliche Ansprüche an die Reaktion des Standorts stellen, die sich ja mit den Reaktionsansprüchen der Esche decken. Auch ist zu vermuten, daß die Pilze auf diesen Standorten die Reaktion ihrer Umgebung in bestimmten Grenzen herabsetzen und so zur Schaffung einer von der Reaktion der Standorte abweichenden Rhizosphärenreaktion beitragen.

## d) Der Einfluß von Wurzelextrakten und Wurzelexkreten auf die Pilze.

### A. Versuche mit Wurzelextrakten.

#### 1. Methodik.

Eschenwurzeln wurden nach dem von Bornebusch und Boas (3) angegebenen Verfahren mit dem Wiegemesser zerkleinert, mit 200 ccm Wasser von 50° C je 100 g Wurzelsubstanz übergossen und 1 Stunde stehen gelassen. Danach wurde die

Flüssigkeit abgegossen und zur Sterilisation durch Membranfilter von 0,5μ Porenweite filtriert. Das hat den Vorteil, daß auch die thermolabilen Wirkstoffe erhalten werden. Von dem Filtrat, das von dunkelbrauner Farbe war, wurden 1 ccm bzw. 2 ccm zu je 50 ccm einer sterilen 5%igen Biomalzlösung in 100er Erlenmeyer gefüllt. Als Versuchspilz wählte ich *Cylindrocarpon radicicola*, mit dem die beiden Versuchsreihen und eine Kontrollreihe, die kein Extrakt enthielt, beimpft wurden. Jede Reihe wurde für jede Messung mit 3 Parallelen ausgestattet. Zur Prüfung der pH-Werte wurde eine Reihe der Versuchskolben unbeimpft aufbewahrt.

2. Ergebnisse. (Tabelle S. 164).

Schon nach einigen Tagen zeigten die Kulturen der mit Extrakt versehenen Reihen eine stärkere Entwicklung von Luftmycel als die Kontrollreihen. Nach 15 Tagen waren die Unterschiede im Trockengewicht in den verschiedenen Versuchsreihen noch ziemlich gering. Nach 20 Tagen machte sich jedoch in der Reihe mit 2 ccm Extraktzugabe eine deutliche Mehrleistung an Trockengewicht bemerkbar. Die pH-Wert-Entwicklung wurde durch die Extraktzugabe nicht wesentlich beeinflußt.

Der Einfluß von Wurzelextrakt auf die Entwicklung von *Cylindrocarpon radicicola*. (Juni 1935).

| | Ausgangs-pH der Kontroll-kolben ohne Mycel | | pH nach 10 Tagen mit Mycel | | nach 15 Tagen | | | | nach 20 Tagen | | | | End-pH der Kontroll-kolben | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | pH | | Trocken-gewicht g | | pH | | Trocken-gewicht g | | | |
| ohne Extrakt | | | | | | | | | | | | | | |
| Kolben 1 . . . | 5,4 | Mittel | 5,0 | Mittel | 4,8 | Mittel | 0,257 | Mittel | 4,6 | Mittel | 0,260 | Mittel | | Mittel |
| „ 2 . . . | 5,5 | 5,5 | 5,0 | 5,0 | 4,6 | 4,7 | 0,212 | 0,231 | 4,5 | 4,5 | 0,243 | 0,251 | | |
| „ 3 . . . | | | 5,2 | | 4,6 | | 0,224 | | 4,5 | | 0,251 | | | |
| mit 1ccm Extrakt | | | | | | | | | | | | | | |
| Kolben 1 . . . | 5,4 | | 5,2 | | 4,8 | | 0,232 | | 4,6 | | 0,284 | | 5,1 | |
| „ 2 . . . | 5,5 | 5,5 | 5,2 | 5,1 | 4,8 | 4,8 | 0,225 | 0,254 | 4,6 | 4,6 | 0,254 | 0,269 | 5,2 | 5,2 |
| „ 3 . . . | | | 5,0 | | 4,8 | | 0,305 | | 4,6 | | 0,271 | | | |
| mit 2ccm Extrakt | | | | | | | | | | | | | | |
| Kolben 1 . . . | 5,4 | | 4,8 | | 4,9 | | 0,286 | | 4,5 | | 0,359 | | 5,2 | |
| „ 2 . . . | 5,5 | 5,5 | 5,3 | 5,1 | 5,0 | 4,9 | 0,242 | 0,270 | 4,7 | 4,6 | 0,271 | 0,362 | 5,2 | 5,2 |
| „ 3 . . . | | | 5,3 | | 4,8 | | 0,284 | | 4,6 | | 0,455 | | 5,2 | |

## B. Versuche mit Wurzelexkreten.

Um den Einfluß von Wurzelexkreten auf das Wachstum des Pilzes zu untersuchen, stellte ich Eschenkeimlinge, die von der Wurzelerde durch längeres Spülen befreit worden waren, 9 Tage lang in steriles, destilliertes Wasser. Es war anzunehmen, daß nach dieser Zeit irgendwelche Wurzelausscheidungen in das Wasser gelangt waren. Die Lösung wurde sterilisiert und in Mengen von 1 ccm zusammen mit Biomalzagar von 45° C in Petrischalen ausgegossen. Diese Platten zeigten gegenüber den-

Kontrollen ein geringeres Wachstum von *Cylindrocarpon radicicola*, besonders die sonst auf Biomalzagar reichliche Luftmycelbildung blieb hier völlig aus.

### 4. Quantitative Untersuchungen über die Organismen der Rhizosphäre.

Die neuere Rhizosphären-Literatur hat, wie eingangs erwähnt, für eine große Zahl landwirtschaftlicher Gewächse festgestellt, daß eine Zunahme von Organismen nach der Wurzel hin zu beobachten ist. Es war von Interesse, einen solchen Nachweis auch für einen Waldbaum zu erbringen. Es wurden deshalb Untersuchungen über die Gesamtbakterienzahl und die Gesamtsporenzahl von Fadenpilzen an der Wurzel und im Boden ausgeführt.

#### A. Bakterienzahlen.

##### 1. Methodik.

Die Versuchsanordnung wurde in Anlehnung an Gräf (17) hergestellt. Als Substrat für die Plattenkulturen wählte ich Bodenextrakt-Agar: 1 kg Gartenerde wird mit einem Liter Leitungswasser $^1/_2$ Stunde im Autoclaven bei 1 Atm. und 100° C sterilisiert. Durch Filtration des Wassers erhält man den Bodenextrakt. Dazu wurden gegeben 0,05% $K_2HPO_4$, 1% Mannit, 1,5% Agar.

Abweichend von der Methodik von Gräf bereitete ich Suspensionen von Wurzelstückchen oder Erde gleich in den sterilen Kolben und stellte das Gewicht der Inhalte der Kolben an Untersuchungssubstanz nachträglich fest, indem ich die Suspensionen durch Filter laufen ließ und die lufttrockene Substanz danach wog. Gräf trocknete die Wurzeln und den Boden vorher und bestimmte dann das Gewicht. M. E. können durch die vorhergehende Trocknung aber erhebliche Fehler entstehen. Die Herstellung der Suspensionen geschah derart, daß die im Walde in die sterilen Kolben gefüllten Wurzeln in denselben Kolben zerkleinert wurden. Ebenso wurde die entnommene Erde in den Kolben, in die sie im Walde gefüllt worden war, aufgeschwemmt.

Da im Walde meist kein wurzelfreier Boden zu finden ist, wurden in einigen Versuchsreihen Eschen mehrere Monate in Beeten oder Gefäßen kultiviert. Die Gegenüberstellung von wurzelfreiem Boden zur Wurzeloberfläche ist dann viel einfacher. Die Bestimmung der Keimzahlen geschah mittels der Methode des Plattengießens durch Auszählung nach 5 Tagen Kulturdauer. In der Regel wurde bei jedem Versuch mit 6 Parallelen bei einer Verdünnung von 1:8000000 gearbeitet.

Neben der Suspension zerriebener und zerschnittener Wurzelteilchen wurde auch mit Abschwemmungen der an den Wurzeln haftenden Erdteile gearbeitet.

##### 2. Ergebnisse. (Fig. 13. I, II).

Durchweg zeigte sich bei den Versuchen eine gewaltige Zunahme der Bakteriengesamtzahl nach der Wurzel hin. Das zeigt deutlich die Darstellung in Fig. 13 für einige Untersuchungsreihen. Übereinstimmend mit den Ergebnissen bisheriger Untersuchungen war die Bakterienzahl an der Wurzeloberfläche am größten. Die Abschwemmungen von Wurzel-

erde, die schon eine weiter außen liegende Schicht der Rhizosphäre repräsentieren, ergaben schon geringere Bakterienzahlen. Am geringsten ist die Zahl im wurzelfreien Boden.

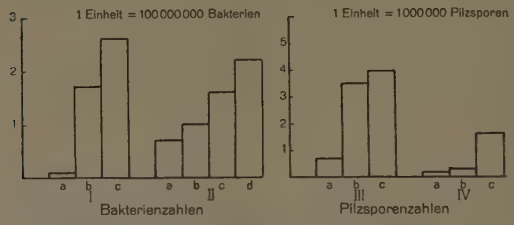

1 Einheit = 100000000 Bakterien
1 Einheit = 1000000 Pilzsporen
a b c a b c d
a b c a b c
I II III IV
Bakterienzahlen
Pilzsporenzahlen

Fig. 13 Bakterien- und Pilzsporenzahlen im Wurzelbereich der Esche. I Eschen in gemergelter Gartenerde erwachsen (August 1934). II Eschen von Standort Brackenberg (August 1934). III Eschen von Standort Brackenberg (August 1934). IV Eschen von Standort Ziegenhagen (September 1934). a wurzelfreie Erde, b Wurzelerde, c Wurzelsubstanz, d Wurzelsubstanz älterer Wurzeln.

Der jahreszeitliche Verlauf der Änderungen der Bakterienzahlen konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht verfolgt werden. Da nach Ansicht und den Ergebnissen der Autoren, die über diese Frage gearbeitet haben, zu solchen Bestimmungen die Monate August und September am günstigsten sind, wurden die Untersuchungen zu dieser Frage in diese Monate verlegt.

## B. Pilzsporenzahlen.

### 1. Methodik.

Die Bereitung der Suspensionen von Wurzelstückchen und Boden, sowie die Trockengewichtsbestimmung geschah in gleicher Weise, wie bei den Versuchen zur Bakterienzahlbestimmung. Nur wurde hier als Nährsubstrat Biomalzagar verwandt und geringere Verdünnung zum Plattengießen gewählt (meistens 1 : 4000). Peptonagar, wie ihn JANKE und HOLZER (24) zu ihren Bodenanalysen verwandten, kam einmal auch hier zur Verwendung, erwies sich aber als wenig geeignet.

### 2. Ergebnisse (Fig. 13. III, IV).

Vor Besprechung der Ergebnisse seien einige Bemerkungen allgemeiner Natur gemacht.

Während Bakterienzahlen bis zu einem gewissen Grade Auskunft über die tatsächlichen Verhältnisse bakteriologischer Natur an der Wurzel geben, vermitteln Pilzsporenzählungen über das wirkliche Vorkommen der Pilze in mengenmäßiger Hinsicht nur wenig. Für unsere Belange sagen solche Zahlen besonders auch deshalb wenig, weil zweifellos eine Reihe von für die Rhizosphäre sehr wichtigen Pilzen nur eine geringe Neigung zur Sporenbildung aufweisen. Trotzdem sind solche Zahlen aber m. E. bisher noch der einzigste und einfachste Weiser über die Verteilung der Pilze, wenn auch über den Zusammenhang zwischen Sporenzahl und Mycelmenge noch fast nichts bekannt ist. Hier wurden diese Versuche nur zum Vergleich mit den Versuchen von Starkey (48) durchgeführt, der bisher

als einziger Pilzsporenzahlen in wurzelnahen Schichten beobachtet hat. Starkey fand, daß von allen Organismen, deren Verbreitung er in der Rhizosphäre beobachtete, die Pilze am wenigsten durch die Wurzeltätigkeit beeinflußt wurden. Die Vermehrung der Pilze nach der Wurzel hin schwankte zwischen 6 und 80%. Die durchschnittliche Zunahme der Zahlen bei allen untersuchten Pflanzen lag bei 39%.

Bei meinen Versuchen zeigte sich regelmäßig ein deutliches Zunehmen der Pilzsporenzahlen nach der Wurzel hin, wie das die Darstellung S. 166 (Fig. 13) zeigt. Allerdings treten in den Zahlen erhebliche Schwankungen auf, so daß ich mich dem Satze Starkeys (48) anschließen möchte: "Although these differences may be considered to be significant, the determination of fungi by the plate method is not sufficiently accurate to permit the assumption that slight differences are more than suggestive" (S. 327).

## 5. Vegetationsversuche.

### A. Allgemeines.

Um die Wirkung der Rhizosphärenpilze auf das Wachstum der Pflanze zu beobachten, sind Vegetationsversuche nötig, die ausgehen müssen von der sterilen Kultur der Esche. Durch das Überliegen der Eschensamen und die Schwierigkeit der Sterilisation der Samen sind diesen Versuchen, wenn man von den Samen ausgehen will, erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Es bleibt aber noch die Sterilisation der grünen Pflanzen. Hiervon wurde Gebrauch gemacht, und es zeigte sich, daß man auf diese Weise zu sterilen Pflanzen kommen kann. Aber nach der Sterilisation des Versuchsmaterials bietet die sterile Kultur der Pflanzen große Schwierigkeiten, da größere Wassermengen zugegeben werden müssen. Ein weiterer schwieriger Punkt ist die Sterilisation des Bodens, ohne dabei große Veränderung im Boden hervorzurufen.

Von zwei Versuchen, die in dieser Art angesetzt wurden, gelang nur ein Versuch mit Sand als Untergrund für die Versuchspflanzen, der weiter unten beschrieben wird. Ein zweiter Versuch mit Waldboden des Standorts Brackenberg mißlang. Die Versuchspflanzen gingen nach anfänglich gutem Gedeihen infolge einer zu hohen Kalkzugabe ein.

Da die sterile Kultur der Forstpflanzen so erhebliche Schwierigkeiten bietet, suchte ich einen anderen Weg, um den Zusammenhängen zwischen Wuchsleistung und Rhizosphäre näher zu kommen. Ich versuchte durch verschiedene Beeinflussung der Rhizosphäre auf die Rhizosphärenflora einzuwirken. Dabei sollte hier lediglich nachgeprüft werden, ob eine Veränderung der Zusammensetzung der Rhizosphärenflora auf-

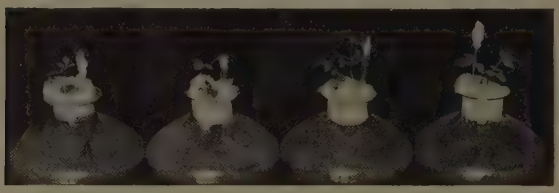
tritt, ob also zwischen Zusammensetzung der Flora und Wuchsleistung ein Zusammenhang besteht.

## B. Die einzelnen Versuche.

### 1. Vegetationsversuch Sommer 1934.

Angesetzt am 4. Mai 1934.

Zweijährige Eschen wurden aus dem Walde geholt (Standort Brackenberg), 48 Std. im Wasserstrahl gespült und 1 Std. in 1%iger $H_2O_2$-Lösung sterilisiert. Danach wurden die Wurzeln gleichmäßig beschnitten. Die Kultur erfolgte auf sterilisiertem Sand in Schalen, wie aus Fig. 14 ersichtlich. Die Wasserzufuhr fand durch die kleinen Röhren, die an der Seite des Pfropfens eingelassen waren, statt. Der Pfropfen selbst bestand aus einer Holzscheibe, die mit Watte umgeben war und in der Mitte ein Loch hatte, durch das, ebenfalls mit Watte umgeben, die Pflanze eingeführt worden war. Eine Serie blieb völlig steril, eine zweite Serie wurde teils sterilisiert und mit Pilzen beimpft (Penicillium expansum, Citromyces und Fusarien), teils blieb der Sand unsteril. Die zugeimpften Penicillien hielten sich in dem Sand, die Fusarien konnten dagegen später nicht wieder daraus isoliert werden.



a b c d

Fig. 14. Eschenkeimlinge a, b auf sterilisiertem Sand, c, d auf nicht sterilem Sand.

Das Ergebnis war sehr ausgeprägt. Während von den mit Pilzen beimpften oder nicht sterilen Schalen alle 10 Versuchspflanzen am Leben blieben und gleichmäßig gut wuchsen, starben die sterilen erwachsenen Eschen allmählich ab. Von 9 Eschen zeigten nur noch 5 bei Beendigung des Versuchs am 1. September kleine grüne Blätter. Von den anderen waren eingegangen: Nr. 27 am 4. 7. 34, Nr. 28 am 21. 7. 34, Nr. 29 am 21. 7. 34, Nr. 22 am 15. 8. 34.

Der Unterschied in der Wurzelentwicklung der beiden Reihen geht deutlich aus der Abbildung hervor (Fig. 15). Auch Fig. 14 zeigt gut das verschiedene Wachstum. Die mikrobiologische Untersuchung des Substrates und der Wurzeln am Ende des Versuchs ergab: Der Sand der sterilen Schalen war steril geblieben. Bei den überlebenden Pflanzen der sterilen Reihen zeigte sich jedoch bei Wurzelabimpfungen ein *Penicillium* und *Cladosporium herbarum*. Beide Pilze sind in der Luft häufig und beim Gießen mit in die Schalen gekommen. Doch ist anzunehmen, daß die Infektion erst später stattgefunden hat, da sonst im Vergleich zu der nicht sterilen Reihe ein besserer Wuchs zu erwarten gewesen

wäre. Es ist auffällig, daß sich die Pilze nur in der Nähe der Pflanze fanden, sonst im Sand aber nicht. Andere Pilze kamen nicht vor. Man sieht aber daraus, daß die völlige Sterilhaltung solcher Kulturen auf die allergrößten Schwierigkeiten stößt.

In den Vergleichsschalen wurden von den Wurzeln isoliert *Penicillium expansum* und *Citromyces griseus*, die zugeimpft worden waren.

Fig. 15. Oben: Eschen in sterilisiertem Sand erzogen. Unten: Eschen in mit Pilzen beimpftem Sand erzogen. (Nach einer Fotografie gezeichnet.)

Auf Plattenkulturen von Sandaufschwemmungen erschienen *Trichoderma koningii, Mucor hiemalis, Mortierella pusilla.*

Wenn der Versuch auch zeigt, daß das Wachstum der Esche auf sterilem oder nahezu sterilem Sand geringer ist als auf solchem, der Mikroorganismen besitzt, so ist Sand als Substrat für die Esche doch zu ungünstig, als daß ich dem Versuch größere Bedeutung zukommen lassen möchte.

### 2. Vegetationsversuche im Sommer 1935.

a) Esche auf Sand mit Wurzelextrakt begossen (Fig. 16).

Eschenkeimlinge wurden in Kästen mit Sand gepflanzt. Eine Serie wurde mit dem auf Seite 164 beschriebenen Eschenwurzelextrakt begossen. Der Saft, der gewöhnlich wöchentlich einmal zugegeben wurde, mußte direkt an der Pflanze in den Boden gegossen werden. Der Versuch wurde am 4. Mai angesetzt und am 20. August abgebaut. Es zeigte sich, wie auch aus dem Foto ersichtlich, ein merklicher Unterschied in der Wurzelentwicklung. Die Rhizosphärenflora wies dagegen bei der Abimpfung keine nennenswerten Unterschiede auf. Es fiel lediglich auf, daß zu der Flora der unbegossenen Eschenwurzeln, die ausschließlich

aus Penicillien zusammengesetzt war, in den begossenen Reihen *Mucor Ramanianus* zukam. Sein Auftreten in den Kulturen war aber so spärlich, daß ich ihn nicht in Zusammenhang mit dem besseren Wurzelwachstum der Eschen bringen möchte. Vielleicht liegt die Ursache darin, daß die Zugabe des Extraktes für die Eschen eine Nährstoffversorgung bedeutet, die bei dem nährstoffarmen Sand eine günstige Wirkung ausüben mußte. Es muß auch bedacht werden, daß diese Wurzelextrakte nicht sterilisiert wurden und somit gleichzeitig eine Bakterienimpfung darstellen.

b) Eschen mit Beipflanzen.

In Waldboden (Standort Brackenberg) wurden Eschenkeimlinge gepflanzt. In einer Serie setzte ich unmittelbar neben die Eschen

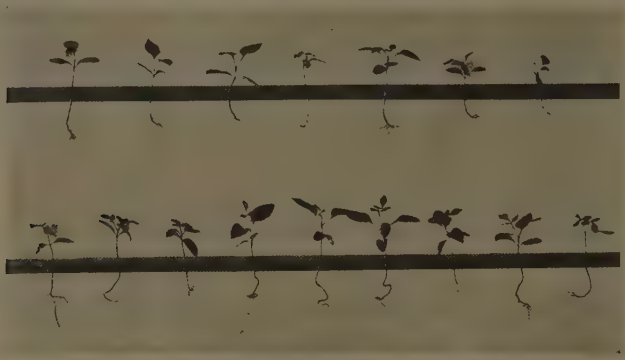


Fig. 16. Eschen, in Sand erwachsen. Oben: ohne Extraktbegießung. Unten: mit Extraktbegießung.

*Sambucus*-Keimlinge, in einer zweiten Reihe Pflanzen von *Ranunculus ficaria*, die dritte Reihe blieb als Kontrollreihe ohne Beipflanzen. Der Versuch wurde angesetzt am 4. Mai 1935. Zunächst entwickelten sich alle Pflanzen in allen Reihen nahezu gleichmäßig. Nach 8 Wochen starben die *Ranunculus*-Pflanzen allmählich oberirdisch ab. Zu gleicher Zeit begannen auch die oberirdischen Teile von *Ranunculus*-Pflanzen im Walde abzusterben. Schon zu diesem Zeitpunkt zeigten die Eschen mit *Ranunculus*-Beipflanzen ein der Kontrollreihe etwas überlegenes Wachstum, während die Eschen mit *Sambucus*-Beipflanzen stärker zurückblieben. Ende Juli, also nach 11—12 Wochen, war die *Ranunculus*-Reihe im Wachstum sichtbar die beste. Die Aufnahmen (Fig. 17) sind Anfang September gemacht, also nach 16 Wochen Kulturdauer. Der Unterschied zwischen der *Ranunculus*-Reihe (B) und der Kontrollreihe (A) ist gering. Deutlich zeigen die Bilder aber das Zurückbleiben der Reihe mit *Sambucus*-

Beipflanzen (C). Die Versuche wurden ausgeführt, weil anzunehmen ist, daß die Beipflanzen durch Wurzelausscheidungen Einfluß auf die Wurzelflora anderer Pflanzen haben. Ich wählte *Sambucus* und *Ranunculus*, weil von diesen Arten feststeht, daß ihre Wurzelsäfte auf das Mikrobenleben stark einwirken. *Ranunculus* wirkt stark wachstumshindernd, *Sambucus* hingegen wachstumsfördernd. Das ergab sich aus den Untersuchungen von Bornebusch und Boas (3).

A

B

C

Fig. 17. A Eschen ohne Beipflanzen. B Eschen mit Ranunculus ficaria. C Eschen mit Sambucus nigra.

Bei der Abimpfung von den Wurzeln ergab sich folgendes Bild: Von 50 Röhren, die mit Wurzelstückchen der Kontrollreihe (A) beimpft worden waren, erschienen auf: 18 Röhren *Cylindrocarpon radicicola*, 2 Röhren *Cylindrocarpon didymum*, 1 Röhre *Fungus imperfectus* I, 1 Röhre *Trichoderma koningii*, der Rest der Röhren zeigte Bakterien oder überhaupt keine Organismen.

Bei der Reihe mit *Ranunculus*-Beipflanzen zeigten von 47 Röhren: 14 Röhren *Cylindrocarpon radicicola*, 1 Röhre *Fungus imperfectus* I, 1 Röhre einen von Eschenwurzeln sonst nicht isolierten Pilz, der Rest der Röhren blieb ohne Entwicklung von Mycelien oder zeigte Bakterien.

Bei der *Sambucus*-Reihe (C) wuchs in 13 von 49 Röhren kein Pilz; von dem Rest der Röhren enthielten: 16 Röhren *Cylindrocarpon radicicola*, 10 Röhren *Fungus imperfectus* I, 7 Röhren *Mucorineen* und *Penicillien*, 3 Röhren *Trichoderma koningii*.

Obwohl die *Sambucus*-Reihe in der Zusammenzetzung der Wurzelflora von den beiden anderen Reihen abzuweichen scheint und bei ihr das häufigere Vorkommen von *Fungus imperfectus* I auffällt, halte ich doch den Einfluß auf die Wurzelflora für nicht deutlich genug, um das verschiedene Wachstum in den Reihen aus der verschiedenen Zusammensetzung der Wurzelflora zu erklären. Erst mehrere Wiederholungen desselben Versuchs während mehrerer Vegetationszeiten können hier sichere Schlüsse liefern.

## IV. Zusammenfassung.

1. Bei Untersuchungen über die Mykorrhiza der Waldbäume fanden verschiedene Autoren neben den eigentlichen Mykorrhizapilzen andere Pilzarten im Wurzelbereich vor, von denen in neuerer Zeit vermutet wird, daß auch sie in einer bestimmten physiologischen Beziehung zur Pflanze stehen.

2. Zur Prüfung der Frage, ob an den Wurzeln der Waldbäume außer den Mykorrhizapilzen auch andere Arten als stetige Wurzelbegleiter auftreten, wird die Pilzflora der Rhizosphäre eines mykorrhizalosen Baumes, der Esche, auf ihre Zusammensetzung auf verschiedenen Standorten untersucht. Die Untersuchungen ergeben:

a) Mykorrhizaähnliche Bildungen treten bei der Esche nie auf, doch kommen im Wurzelbereich stets Pilze vor, die aber weder eine histologische Beziehung zur Wurzel besitzen, noch einen eigenen Pilzmantel ausbilden (Mykoflora der Rhizosphäre).

b) Bei Verwendung von Biomalzagar als Substrat und genau festgelegter Methodik werden von Eschenwurzeln von den verschiedensten Standorten nahezu die gleichen Pilzarten isoliert. Diese Arten stellen die Begleitflora der Eschenwurzeln dar.

3. Physiologische Versuche ergeben:

a) Neben kräftigen Säurebildnern treten Pilze auf, die das pH der Nährlösung sowohl nach der sauren als auch nach der neutralen Seite verschieben können, und Pilze, die das pH in geringem Maße gleichmäßig herabsetzen.

b) Gegenüber einer geringen Zugabe von $CaCO_3$ (0,1 %) reagieren die wichtigsten Rhizosphärenpilze durch gesteigertes Wachstum oder

Ausbildung besonderer Mycelformen. Zugaben von 2% $CaCO_3$ haben keinen wesentlichen Einfluß auf das Wachstum der Pilze.

c) Die beiden am häufigsten gefundenen Rhizosphärenpilze wachsen am besten auf nahezu neutralen Substraten, deren Reaktion sie nach der sauren Seite hin verschieben. Es wird aus diesem Versuch vermutet, daß die Pilze in gleicher Weise in der Natur auf den neutralen Standorten der Esche das pH der Rhizosphäre nach der sauren Seite hin verändern.

d) Wurzelextrakte wirken auf die Pilze wachstumssteigernd.

4. Die Zahl der Pilzsporen nimmt ebenso wie die Zahl der Bakterien nach der Wurzel hin zu.

5. Vegetationsversuche:

a) In sterilem oder doch nahezu sterilem Sand kümmern die Eschenkeimlinge und sterben ab, während Eschen in nicht sterilisiertem oder sterilisiertem und danach mit Pilzen beimpftem Sand ein wesentlich besseres Wachstum zeigen.

b) Begießen mit Wurzelextrakt führt bei Eschen, die in Sand kultiviert werden, zu besserem Wachstum; eine Veränderung der Zusammensetzung der Pilzflora des Wurzelbereichs tritt jedoch nicht ein.

c) Pflanzt man neben Eschenkeimlinge Keimpflanzen von *Sambucus nigra*, so tritt starke Wachstumshemmung der Eschen ein; *Ranunculus*-Beipflanzen scheinen eine leichte Förderung des Wachstums gegenüber reinen Eschenkulturen zu bewirken. In beiden Fällen kann ein deutlicher Zusammenhang zwischen dem Wachstum der Eschen und der Zusammensetzung der Mykoflora der Rhizosphäre nicht wahrgenommen werden.

---

Die Untersuchungen wurden in der Zeit von Sommer 1933 bis Frühjahr 1936 im Institut für Botanik und technische Mykologie der Forstlichen Hochschule Hann.-Münden ausgeführt. Ausgangspunkt der Untersuchungen war eine Preisarbeit der Forstlichen Hochschule Hann.-Münden, deren Thema Herr Professor Jahn gestellt hatte. Herrn Professor Dr. Jahn möchte ich für die Anregung zu der Arbeit und für die ständige Förderung und Anteilnahme an meinen Untersuchungen herzlich danken. Zu Dank bin ich auch besonders Herrn Forstassessor Dr. Rohde und Herrn Dr. Zycha, den wissenschaftlichen Assistenten des Instituts, verpflichtet. Auch den technischen Assistentinnen Fräulein Heinemann und Fräulein Runge und allen Hilfskräften des Instituts möchte ich für die Unterstützung bei der Arbeit danken.

## Literatur.

1. Aderhold, R., Ctbl. f. Bakt. II. Abtlg. **6,** 621 (1900). — 2. Biourge, Ph., Les moisissures du groupe Pencillium Link. Extrait de la Revue „La Cellule" **33** (1923). — 3. Bornebusch u. Boas, Landwirtschaftliches Jahrbuch für Bayern, H. 9 (1932). — 4. Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909. — 5. Ciferri, R., and Redaelli, P., Studies on the Torulopsidaceae. Annal. Mycol. **27,** no. 3/4 (1929). — 6. Cholodny, N., Über eine neue Methode zur Untersuchung der Bodenmikroflora. Arch. f. Mikrob. **1,** 620 (1930). — 7. Dengler, A., Waldbau. Berlin 1935. — 8. Feekes, F. H., Onderzoekingen over schimmelziekten van Bolgewassen. Diss. Baarn 1931. — 9. Frank, A. B., Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **3** (1885). — 10. Ders., Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **6** (1888). — 11. Ders., Die Krankheiten der Pflanzen. II. Aufl. **1,** 293. Breslau 1895. — 12. Freisleben, R., Zur Frage der Mykotrophie der Gattung Vaccinium L. Jb. f. w. Bot. **53,** 421 (1934). — 13. Ders., Weitere Untersuchungen über die Mykotrophie der Ericaceen. Jb. f. w. Bot. **82,** 413 (1935). — 14. Fuchs, J., Über die Beziehungen von Agaricaceen und anderen humusbewohnenden Pilzen zur Mykorrhizenbildung der Waldbäume. Bibl. Bot. **18** (1911). — 15. Gilman, I. C., and Abbot, E. V., A summary of soil fungi. Iowa State College Journ. of Sc. **1,** 225 (1927). — 16. Gottheil, O., Botanische Beschreibung einiger Bodenbakterien. Ctbl. f. Bakt. II. Abtlg. **7,** 430 (1901). — 17. Gräf, G., Über den Einfluß des Pflanzenwachstums auf die Bakterien im Wurzelbereich. Ctbl. f. Bakt. II. **82,** 44 (1930/31). — 18. Grebe, C., Die Kalkmoose und deren Verbreitung auf den Kalkformationen Mitteldeutschlands. Ver. f. Ntkd. Kassel 1911. — 19. Hagem, O., Untersuchungen über Norwegische Mucorineen II. Videnskabs-Selskabets Skrifter I. Math.-Nat. Klasse 1910. Nr. 4. — 20. van Hell, Onderzoekingen over Ziekten van Lelies. Diss. Utrecht 1931. — 21. Hiltner, L., Arbeiten der D. L. G. H. **98,** 59 (1904). — 22. Jahn, E., Die peritrophe Mykorrhiza. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **52,** 463 (1934). — 23. Ders., Die peritrophe Mykorrhiza. 2. Zur Physiologie und Biologie der Begleitpilze. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **53,** 847 (1935). — 24. Janke, A., und Holzer, H., Über die Schimmelpilzflora im Boden. Ctbl. f. Bakt. II. Abtlg. **79,** 50 (1929). — 25. Johann, F., Untersuchungen über Mucorineen des Waldbodens. Ctbl. f. Bakt. II. Abtlg. **82,** 305 (1932). — 26. Káš, V., Beitrag zur Methodik der Untersuchung der Verhältnisse in der Rhizosphäre von verschiedenen Kulturpflanzen. Věstnik česl. akad. zeměd. Prag. Jg. 5. 1929. S. 801 (Referiert im Ctbl. f. Bakt. II. **80,** 455). — 27. Köster, E., Die Astreinigung der Fichte. Diss. Hannover 1935. — 28. Knudson, L., The New Phytologist. **28,** 369 (1929). — 29. Lagerberg, T., Lundberg, G., and Melin, E., Biological and practical researches into blueing in pine and spruce. Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift. 1927. S. 145. — 30. McDougall, W. B., Symbiosis in a deciduous forest I. Bot. Gaz. **73** (1922). — 31. Melin, E., Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von Pinus silvestris und Picea Abies. Mykol. Unters. u. Berichte von R. Falck. **2,** 73. Cassel 1923. — 32. Ders., Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Jena 1925. — 33. Ders., and Nannfeldt, J. A., Researches into the blueing of ground wood-pulp. Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift. 1934, S. 397. — 34. Möller, A., Untersuchungen über die Wurzelbildung ein- und zweijähriger

Kiefern in märkischem Sandboden. Ztschr. f. Forst- u. Jagdw. **34/35,** 333 (1902/03). — 35. Münch, E., und Dieterich, V., Kalk- und Wasseresche. Silva 1925, S. 129. — 36. Niethammer, A., Studien über die Pilzflora böhmischer Böden. Arch. f. Mikrob. **4,** 72 (1933). — 37. Oelkers, J., Waldbau, Teil II. Hannover 1931. — 38. Peklo, J., Beiträge zur Lösung des Myhorrhiza-Problems. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **27,** 239 (Jg. 1909). — 39. Pistor, R., Beiträge zur Kenntnis der biologischen Tätigkeit von Pilzen in Waldböden. Ctbl. f. Bakt. II. **80,** 169 (1930). — 40. Poschenrieder, H., Über die Bedeutung des Azotobakter im Wurzelbereich der Pflanzen. Ctbl. f. Bakt. II. **80,** 369 (1930). — 41. Rabenhorst, Kryptogamenflora. Bd. 8. Fungi imperfecti, Hyphomycetes. Leipzig 1907. — 42. Rayner, M. C., Mycorrhiza. London 1927. — 43. Rexhausen, L., Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. Beiträge z. Biol. d. Pflzn. **14** (1920). — 44. Robak, H., Investigations regarding fungi on Norwegian ground wood pulp and fungal infection at wood pulp mills. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. **71,** 185 (1932). — 45. Sopp, O., Johan-Olsen, Monographie der Pilzgruppe Penicillium. Kristiania 1912. — 46. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. III. Berlin 1932. Abschnitt Hyphomycetes von H. W. Wollenweber. — 47. Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jb. f. w. Bot. **34** (1900). — 48. Starkey, R., Some influence of higher plants upon the microorganisms in the soil. Soil Science **27** (1929). — 49. Ward, H. W., Symbiosis. Ann. of. Bot. **13** (1899). — 50. Warming, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896. — 51. Wollenweber, H. W., Fusaria autographice delineata. Berlin 1926. — 52. Ders., Über Fruchtformen der krebserregenden Nectriaceen. Ztschr. f. Parasitenkd. **1,** 138 (1928). — 53. Zycha, H., Mucorineae, in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Leipzig 1935.

# Über eine schwer benetzbare aërophytische Blaualge.

Von **Lothar Geitler**, Wien.

Mit 1 Abbildung im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien.)

Es wird meist angenommen, daß aërophytische Algen und Flechten ihren Wasserbedarf nur in Zeiten decken können, wo ihnen flüssiges Wasser zur Verfügung steht, daß sie die Zwischenzeiten aber in einer Art von Ruhezustand überdauern; damit steht die meist stillschweigend gemachte Annahme im Einklang, daß solche Formen leicht benetzbar sind (vgl. z. B. Fritsch und Fritsch & Haines). Doch zeigten die Untersuchungen G. Schmids an einer der häufigsten aërophytischen Algen, *Pleurococcus vulgaris* (= *Protococcus viridis*), daß es auch weitgehend unbenetzbare Luftalgen gibt. Nach Schmid nimmt *Pleurococcus* das Wasser in Dampfform aus der Luft auf. Die Untersuchungen Zeuchs und Winter-Günthers ergaben dann, daß *Pleurococcus vulgaris* bei einer auffallend niedrigen Dampfspannung — ca. 50 % rel. D. bei 20° C — sich noch teilen und assimilieren kann. Renner zeigte schließlich für verschiedene Kleinepiphyten des tropischen Regenwaldes, daß sie in völlig oder annähernd dampfgesättigter Atmosphäre Wasserdampf kondensieren können. Die Frage der Benetzbarkeit wird in den zuletzt genannten Untersuchungen nicht aufgeworfen.

Wohl die meisten aërophytischen Algen sind leicht benetzbar. So saugen lufttrockene Rasen der *Trentepohlia*-Arten, von *Scytonema myochrous*, *Hofmanni*, *Julianum*, *Tolypothrix* u. a. aufgetropftes Wasser wie ein Schwamm auf und erst recht nehmen es alle stark gallertigen Formen leicht auf. Außer *Pleurococcus vulgaris* und der hier zu besprechenden Blaualge sind bisher meines Wissens keine Fälle unbenetzbarer Algen bekannt geworden[1]).

Bei *Pleurococcus* kommt die Unbenetzbarkeit — genauer die schwere Benetzbarkeit — zunächst dem gesamten Algenüberzug zu

1) Dagegen sind bekanntlich die häufigen „Flechtenanflüge“ (Leprarien) wie auch die Luftmyzelien verschiedener Pilze unbenetzbar.

und beruht darauf, daß die Luft aus den zwischen den lose liegenden Zellen befindlichen Kapillarräumen vom Wasser nicht verdrängt wird. Einzelne in Wasser liegende Zellen scheinen ± gut benetzbar, d. h. behalten meist keine Lufthülle bei. Doch folgt schon aus dem Erhaltenbleiben der Luft in den Überzügen, daß sich die *Pleurococcus*-Membran von der anderer Algen, die in Massenansammlungen Wasser sofort kapillar aufsaugen, wesentlich unterscheidet. Ein vielleicht noch auffallenderes Verhalten dieser Art sei im folgenden geschildert, soweit dies ohne Vornahme ausgedehnter Versuche möglich ist.

Auf der regengeschützten Unterseite einer Holzbrücke in Mixnitz (Steiermark), die über den dort in die Mur einmündenden Bach führt, fanden sich braune, samtartig-rasenförmige Thalli einer Alge. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß es sich um die Blaualge *Tolypothrix (Hassallia) byssoidea* handelte. Der Thallus besteht aus freien, größtenteils aufrechten Fäden, welche eine feste, fast parallel geschichtete, aber nicht sehr dicke Membranscheide besitzen (Fig. a). Bei der Betrachtung in Wasser fiel sofort auf, daß die Fäden, soweit sie freilagen, von einer dünnen, aber deutlich wahrnehmbaren hohlzylindrischen Lufthülle umgeben waren, die auch über die Spitze hinweglief. Die Lufthülle erschien oft vollständig, doch fanden sich bei genauerem Zusehen vielfach Stellen, wo sie unterbrochen war, also das Wasser den Faden unmittelbar berührte. Wo mehrere Fäden dicht beisammen lagen, blieben große Lufträume erhalten, in deren Innerem die Fäden völlig „trocken" lagen. Aus Rasenstücken, die unzerzupft in Wasser gebracht wurden, wurde die Luft nicht verdrängt, die Stücke blieben vielmehr tagelang auf der Wasseroberfläche schwimmen und auch längeres Schütteln oder künstliches Untertauchen konnte nichts daran ändern. Auch kleine Fragmente oder einzelne Fäden blieben auf der Wasseroberfläche schwimmen. Es folgt hieraus, daß die weitgehende Unbenetzbarkeit der Membranscheide nicht nur im lufttrockenen Zustand vorhanden ist, in dem sich die Pflanze am natürlichen Standort befindet, sondern daß sie auch erhalten bleibt, wenn die Möglichkeit zu einer Aufquellung bzw. Wassersättigung der Membran gegeben wäre. Soweit sich ohne Wägungen nach dem bloßen Aussehen hin feststellen läßt, dürfte die Membran schon am natürlichen Standort maximal oder annähernd maximal gequollen sein (vgl. weiter unten).

Die sich so eigenartig verhaltende Membranscheide von *Tolypothrix byssoidea* ließ mit den üblichen einfachen Lösungs- und Färbungsreaktionen keine von anderen Blaualgenscheiden abweichende

chemische Beschaffenheit erkennen. Die Scheide scheint vielmehr wie in anderen Fällen aus Pektinen zu bestehen. Die äußerste Schicht widersteht der Lösung in 33%iger Chromsäure am längsten, wie dies schon Gomont bei verwandten Formen gefunden hat. Der Versuch des chemischen Nachweises einer unbenetzbaren Oberflächenschicht scheint von vornherein wenig aussichtsreich, wenn man bedenkt, daß unwahrscheinlich dünne Überzüge genügen, um eine Oberfläche unbenetzbar zu machen (vgl. H. Freundlich, Kapillarchemie, **1**, 4. Aufl., S. 231). Die optische Untersuchung zeigte dagegen die bemerkenswerte Tatsache, daß die Oberfläche der Membranscheide nicht glatt ist, sondern eine mit dem Alter der Fäden bzw. Fadenabschnitte an Stärke zunehmende, unregelmäßig schollenförmig-zerklüftete Struktur besitzt [Fig. b—e][1]).

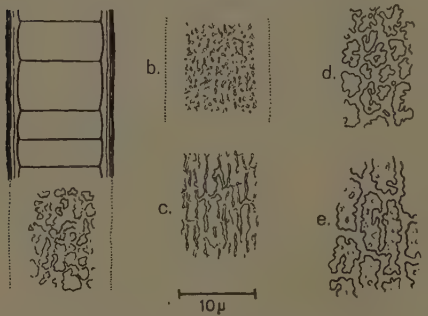



Fig. 1. *Tolypothrix byssoidea.* a Teil eines älteren Fadenabschnittes, im Bild oben im optischen Längsschnitt, unten das Oberflächenbild der Membranscheide; b—e Struktur verschieden alter Membranscheiden im Oberflächenbild (b am jüngsten, e am ältesten).

Besonders in den ältesten Teilen macht die Scheide im Oberflächenbild den Eindruck, als ob sie durch Austrocknung in kleine, unregelmäßige Felder zerrissen wäre. Nicht selten ist dabei eine Längserstreckung der Strukturelemente parallel zur Fadenachse erkennbar (Fig. c, e), wodurch bei extremer Ausbildung die Scheiden unregelmäßig längsgestreift erscheinen können. In den jüngsten Fadenteilen nahe der Spitze wird die Struktur sehr undeutlich und oft nicht mehr genau optisch auflösbar.

Diese ungewohnte Scheidenstruktur begünstigt unzweifelhaft das Zustandekommen der Lufthülle um in Wasser liegende Fäden. Wie sich in Alkohol schwächerer Konzentration oder beim Erhitzen in Wasser zeigt, bleibt die Luft in den rissigen Vertiefungen lange haften (von absolutem Alkohol wird sie sehr schnell verdrängt). Unter normalen Verhältnissen unter Wasser bleibt die Luft auch an den Erhabenheiten hängen, so daß ein auf lange Strecken hin zusammen-

1) In der Artdiagnose wird über die Beschaffenheit der Scheidenoberfläche nichts ausgesagt. Doch beschrieb Grunow eine fa. *saxicola*, deren Scheide „gestreift und runzelig" ist.

hängender Luftmantel entsteht. Wo er unterbrochen ist, handelt es sich um ein zufälliges Verhalten, das nicht mit einem abweichenden Bau der Scheide an diesen Stellen in Zusammenhang steht.

Daß abgesehen von der chemisch-physikalischen Beschaffenheit der Scheide, aus der sich eine bestimmte Oberflächenspannung gegen Wasser ergibt, diese mikroskopische Struktur die relative Unbenetzbarkeit verursacht, folgt aus der Untersuchung von *Tolypothrix-byssoidea*-Pflanzen von im ganzen morphologisch gleichem Aussehen, die an Bäumen bei der Biologischen Station in Lunz (Nieder-Österreich) dem Regen frei ausgesetzt wachsen und die ich durch Jahre hindurch zu allen Jahreszeiten kenne. Diese Pflanzen besitzen eine glatte Scheidenoberfläche und sind wie die verwandten aërophytischen Scytonemataceen sehr leicht benetzbar. Dies gilt sowohl vom ganzen Thallus, der im luft- wie zimmertrockenen Zustand Wasser sofort aufsaugt und auf eine Wasseroberfläche gebracht sofort untersinkt, wie auch von einzelnen Fäden, denen im Wasser niemals Luft anhaften bleibt.

Daß das verschiedene morphologische Aussehen der Scheiden und ihre so extrem verschiedene Benetzbarkeit tatsächlich Eigenschaften einer einzigen Art sind, ergibt sich, abgesehen davon, daß gerade *Tolypothrix byssoidea* zu den leicht identifizierbaren Blaualgen gehört und gut charakterisiert ist, auch aus dem folgenden Verhalten. Von den Mixnitzer Pflanzen wurden Rasen 18 Tage lang in verkorkten Glasröhrchen mit etwas angefeuchtetem Filtrierpapier, also in sehr feuchter oder wohl meist dampfgesättigter Luft gehalten, wobei die Fäden weiterwuchsen. Infolge des arteigentümlichen ausgesprochenen Spitzenwachstums ließen sich die Zuwächse, die bis zu 20 Zellen lang wurden, meist leicht erkennen; die Scheiden waren in diesen Teilen farblos, während sie in den alten Abschnitten, die am natürlichen Standort gewachsen waren, braun gefärbt waren.[1]) Die Scheiden in den zugewachsenen Fadenteilen waren glatt oder nahezu glatt und weitgehend benetzbar. Die alten Scheidenstücke waren dagegen unter Erhaltenbleiben ihrer Oberflächenstruktur fast ebenso unbenetzbar wie im Ausgangsmaterial geblieben. Ob die etwas größere Benetzbarkeit der alten Scheiden unmittelbar auf dem langen Aufenthalt in feuchter Luft, d. h. auf physikalischen Veränderungen beruht, oder ob sie durch nachträgliche Wachstumsvorgänge bedingt war, ließ sich nicht sicher

1) Die Scheidenfärbung durch „Scytonemin" hängt bei Blaualgen allgemein von Außenbedingungen ab; die Farbstoffbildung wird durch Licht und langsames Wachstum bei Trockenheit gefördert.

entscheiden; daß letzteres der Fall war, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß die alten Scheiden an manchen Stellen, namentlich oberhalb der Querwände, deutlich ringförmig gezont aussahen, als ob hier neue Substanz gebildet worden wäre. Jedenfalls ist bewiesen, daß die Mixnitzer Pflanzen in feuchter Luft Scheiden bilden, die fast so gut oder stellenweise auch gleich gut wie die der Lunzer Pflanzen benetzbar sind.

Obwohl ökologische Betrachtungen ohne hinreichende experimentelle Grundlage im allgemeinen mit Recht „in Verruf" stehen, so scheint der Fall von *Tolypothrix byssoidea* doch in mancher Hinsicht so klar, daß sich derartige Überlegungen fast von selbst aufdrängen. Die beiden Standorte unterscheiden sich sehr stark in der „Feuchtigkeit" und zwar 1. dadurch, daß das Lunzer Klima ganz allgemein im Vergleich zum Mixnitzer viel regenreicher ist, und 2. lokal dadurch, daß die Mixnitzer Pflanzen regengeschützt, die Lunzer Pflanzen aber dem Regen frei ausgesetzt wachsen. Für das Lunzer Gebiet liegen jahrzehntelange Aufzeichnungen vor, die zeigen, daß diese Gegend zu den regenreichsten der nördlichen Kalkalpen gehört. Mixnitz, für das meines Wissens meteorologische Daten fehlen, steht dagegen schon unter dem Einfluß der ost- und südsteirischen Schönwetterzone[1]). Als allgemeines Kriterium für die Unterschiede kann der Epiphytenbewuchs an Bäumen dienen: während er im Lunzer Gebiet sehr reich ist und aus vielen und verschiedenen Moosen, Flechten und Algen besteht, sind die Bäume der Mixnitzer Gegend meist gänzlich unbewachsen; an Rotbuchen finden sich etwas häufiger die durch das Myzel von *Dichaena faginea* hervorgerufenen schwarzen Streifen, die allgemein nur in trockenen Gebieten zur Entwicklung kommen (wohl deshalb, weil sie in feuchteren Lagen von anderen Baumepiphyten verdrängt werden). — Was den Mixnitzer Standort im einzelnen anlangt, so ist es bemerkenswert, daß die Thalli nicht nur nicht unmittelbar vom Regen getroffen werden, sondern auch nach starkem Regen nicht vom Rieselwasser erreicht werden, da sie auf den horizontalen Tragbalken der Brückendecke, nicht aber auf den darüber gelegten Latten wachsen. Auch das Holz war an diesen Stellen nach Regen nicht merkbar durchfeuchtet. Während einer dreiwöchigen Beobachtungsdauer konnte

1) Gemeint sind die Niederschläge vom Frühjahr bis zum Herbst, welche Rolle die im Winter größtenteils als Schnee fallenden Niederschläge spielen, kann hier unberücksichtigt bleiben, da meine Beobachtungen in Mixnitz im Sommer angestellt wurden; es ist natürlich möglich, daß sich die Mixnitzer Pflanzen im Winter wie die Lunzer Pflanzen verhalten.

auch keine nachweisbare Menge von Tau beobachtet werden. Andererseits ist der Standort insofern als relativ „feucht" zu betrachten, als die Pflanzen nicht vom Sonnenlicht getroffen werden und sich nur etwa 1 m über dem nie austrocknenden Bachbett befinden.

Sowohl aus den Verhältnissen am Standort wie aus der Tatsache der Unbenetzbarkeit folgt, daß die Mixnitzer Pflanzen nicht oder vielleicht nur ausnahmsweise mit flüssigem Wasser wirtschaften können. Sie sind also, wie die eingangs erwähnten, experimentell untersuchten Arten, auf die Kondensation des Wasserdampfes angewiesen. Daß sie diese durchführen können, ergibt sich aus dem immer turgeszenten Aussehen am natürlichen Standort, sowie aus dem, wenn auch rohen, Versuch der Haltung in feuchter Atmosphäre, wonach die Fäden Zuwachsstücke zeigten. In Zimmerluft oder in den Exsikkator gebrachte Pflanzen werden sehr bald unter Schrumpfung stark deformiert; bei Wiedereinlegen in Wasser zeigt es sich, daß die völlige Entquellung der Membran, wie auch bei anderen Blaualgen, nicht ganz reversibel ist.

Daß auch die Lunzer Pflanzen Wasserdampf zu kondensieren vermögen, ist wohl anzunehmen; im Gegensatz zu den Mixnitzer Pflanzen sind sie aber fähig, flüssiges Wasser leicht aufzunehmen und dieses steht ihnen auch reichlich zur Verfügung. Alles spricht dafür, daß die verschiedene Benetzbarkeit der Mixnitzer und Lunzer Pflanzen eine Folge der verschiedenen Feuchtigkeit der Standorte ist. Die Rauhigkeit der Scheide kann als xeromorphe Struktur aufgefaßt werden; ob allerdings die rauhen Scheiden anders als die glatten funktionieren, also etwa die Kondensation des Wasserdampfes fördern oder die Transpiration herabsetzen, läßt sich ohne experimentelle Untersuchungen nicht entscheiden.

## Literatur.

Fritsch, F. E., The Moisture Relations of Terrestrial Algae. I. Ann. of Bot., **36** (1922). — Ders. u. Haines, F. M., The Moisture Relations of Terrestrial Algae. II. Ebenda, **37** (1923). — Gomont, M., Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacées. Bull. Soc. Bot. France, **35** (1888). — Renner, O., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Kleinepiphyten. Planta, **18** (1933). — Schmid, G., Zur Ökologie der Luftalgen. Ber. d. dtsch. Bot. Ges., **45** (1927). — Winter-Günther, Luise, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum von *Pleurococcus vulgaris*. Jahrb. wiss. Bot., **83** (1936). — Zeuch, L., Untersuchungen zum Wasserhaushalt von *Pleurococcus vulgaris*. Planta, **22** (1934).

# Wilde Oenotheren in Norddeutschland.

Von **O. Renner.**

Mit 20 Abbildungen im Text.

Die deutschen Floren erkennen als in weiten Gebieten Deutschlands eingebürgerte Arten von *Oenothera*, Untergattung *Onagra*, meist nur zwei an, *O. biennis* L. und *O. muricata* L. Unter *O. muricata* werden mindestens zwei Formen zusammengefaßt, die sich im Leben wohl unterscheiden lassen, nämlich die durch de Vries' experimentelle Studien bekannt gewordene, in den holländischen Dünen wachsende Form, die Bartlett als *O. syrticola* bezeichnet hat und die ich an der Donau bei Ulm gesammelt und in Kultur genommen habe, und *O. ammophila* Focke, unter diesem Namen zuerst von den ostfriesischen Inseln beschrieben, von mir in Gemeinschaft mit E. Hoeppener an Material von Helgoland bearbeitet (H. u. R. 1928). Welche Angaben der floristischen Literatur über *O. muricata* sich auf *O. syrticola* Bartl. und welche sich auf *O. ammophila* Focke beziehen, ist in den meisten Fällen nach den Beschreibungen nicht zu entscheiden. Nur so viel scheint sicher, daß *O. ammophila* (von Hegi, Band V, 2, S. 872, als Varietät von *O. muricata* anerkannt) die den ostfriesischen Inseln eigene Form der *O.* „*muricata*" darstellt, daß also die östlichste Nordsee nicht denselben Typus beherbergt wie der holländische Strand. Vor allem aus Ost- und Westpreußen wird dann noch eine Form beschrieben, die Charaktere von *O. biennis* und *O. muricata* vereinigt und die als Varietät bald zu *O. biennis* (var. *parviflora* Léveillé nach Hegi), bald zu *O. muricata* (var. *latifolia* Ascherson, 1864; so auch bei Ascherson u. Graebner) gezogen wird[1]). Zu diesen Fragen kann ich nach Beobachtungen an Ort und Stelle (in Brandenburg, Pommern, Danzig, Ostpreußen), nach Aufzucht aus wild gesammelten Samen und nach Einsicht einiger Herbarien einen Beitrag liefern.

1) Autoren, die sogar *O. muricata sensu latiore* nur als kleinblütige Varietät von *O. biennis* gelten lassen wollen, wie z. B. Pax (1915, S. 156), haben entweder keine Gelegenheit gehabt eine typische *muricata*-Form im Leben zu sehen, oder sie sind durch Zwischenformen zu ihrem Urteil bestimmt worden. Herbarmaterial gibt kar keine Vorstellung davon, wie tief sich die Arten von Oenothera im Garten unterscheiden.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (früher Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft) habe ich wieder zu danken für die finanzielle Unterstützung, die meine Studien an *Oenothera* möglich macht; Fräulein Herta Kellner für die Betreuung der Kulturen im Gewächshaus und im Garten, für die Anfertigung und Sichtung der Mikrotompräparate und für die Hilfe beim Photographieren; Herrn Garteninspektor A. Peitscher für manche Hilfe bei der Aufzucht; den Herren Professoren L. Diels in Berlin-Dahlem, F. Oehlkers in Freiburg i. Br., K. Sueßenguth in München und Hubert Winkler in Breslau für die Überlassung von Material aus den dortigen Herbarien.

## I. Die spontanen Arten.

### 1. Oenothera biennis L.

*O. biennis*, die gewöhnlichste Art, kommt im ganzen Gebiet vor und ist in allen Merkmalen erstaunlich gleichförmig. Im Garten habe ich sie kultiviert von folgenden Standorten. Thüringen: Saalbahnhof Jena; Bahndamm im Zeitzgrund und bei Papiermühle, unfern Jena. — Brandenburg: Jüterbog; Luckenwalde. — Danzig: Zoppot. — Ostpreußen: Marienburg; Pillau (am Eingang zum Frischen Haff); Nidden (auf der Kurischen Nehrung, im jetzigen Memelland). — Schlesien: Waldenburg-Altwasser (gesammelt von Gartenінspektor A. Peitscher, Jena). — Unterfranken: Stockstadt am Main (gesammelt von Dr. Franz Köhler, Jena).

Alle diese Sippen stimmen völlig überein, auch in der Blütengröße. Die Kronblätter sind zur Zeit der Hochblüte 24—28 mm lang, 34—38 mm breit. Die Farbe der Krone ist überall dasselbe satte Gelb. Die Blattnerven sind rot.

Nur eine Form, von Dr. Köhler bei Stockstadt a. Main neben der typischen gesammelt und am Standort durch etwas schmälere Blätter auffallend, hat schmälere Kronblätter (auch 24—27 mm lang, aber nur 28—30 mm breit), größere Brakteen, lockerere Infloreszenzen. Sie erinnert an kleinblütige *O. (biennis × Lamarckiana) albilaeta.*

Es ist bekannt, daß die norddeutsche wie die holländische *O. biennis* gelegentlich mit weißlichgelben Kronen abändert: var. *sulfurea* de Vries (= f. *ochroleuca* Hermann), so von mir im Zeitzgrund bei Jena und zwischen Jüterbog und Luckenwalde mehrfach angetroffen. Bei einer Saat von Luckenwalde waren die Kronblätter im Garten von normaler Größe (25 : 34, 26, 5 : 35 mm), bei einer zweiten waren sie etwas kleiner (24 : 29, 25 : 31 mm). Das spontane Auftreten von *sulfurea* deutet darauf hin, daß die betreffenden sattgelbblühenden Sippen im *sulfurea*-Faktor s heterozygot sind; bei der Aussaat im Garten trat auch in der Sippe von Pillau eine *sulfurea* unter 46 Pflanzen auf. Der rezessive Faktor s gehört bei den geprüften Formen dem Eizellenkomplex *albicans* an, der Pollenkomplex *rubens* führt S, das Gen für sattgelbe Krone. Durch

crossing over (gelegentlich vielleicht auch durch Mutation) entsteht augenscheinlich s-*rubens*, und daraus s s-*biennis* = *biennis sulfurea*. Ob normal erscheinende *O. biennis* S s ist, wird geprüft durch Kreuzung mit *biennis sulfurea* ♂. So wurde ermittelt, daß auch die Sippe von Nidden, unter der ich weder am Standort noch im Garten *sulfurea* fand, den Faktor s in *albicans* kryptomer enthält. Die Sippen aus Schlesien und Franken sind noch zu prüfen.

Die *biennis*-Sippe, die ich zu Beginn meiner Versuche im Botanischen Garten in München-Nymphenburg vorfand und seitdem immer verwendet habe, und die niemals in sulfurea „mutiert" hat, ist S S. Als Korrelat zu s-*rubens* muß ja S-*albicans* mitunter durch crossing over auftreten, und dann kann die S-Homozygote entstehen. Es wird zu prüfen sein, ob diese Form sich in Süddeutschland wild findet[1]). Auch S-*albicans* · s-*rubens* könnte vorkommen.

Auf die var. *cruciata* de Vries (var. *leptomeres* Bartlett) mit schmal linealen Kronblättern, die de Vries in Holland und Klebahn in der Lüneburger Heide angetroffen haben, bin ich noch nicht gestoßen.

### 2. Oenothera ammophila Focke mit var. germanica Boedijn.

Wie früher mitgeteilt (Hoeppener u. Renner 1928, S. 2 Anm.) war mir eine *ammophila*-artige *Oenothera* am Bahndamm südlich von Berlin seit langem bekannt. Die 14 km lange Strecke zwischen Jüterbog und Luckenwalde[2]), die besonders reiche Standorte enthält, habe ich in den Jahren 1934, 1935 und 1936 zu günstiger Zeit abgesucht, und

1) Nach einer Mitteilung von Oehlkers (1924, S. 2) hat F. Boas in Weihenstephan bei München aus einer dort von ihm kultivierten *O. biennis* die *sulfurea* hervorgehen sehen. Ich selber habe Wildmaterial von München nicht kultiviert, aber beobachtet, daß eine dort gesammelte Rasse weniger taube Samen bildet als die von mir im Nymphenburger Botanischen Garten angetroffene, als *O. biennis*-München gezogene Sippe. Die Häufigkeit der tauben Samen bei dieser rührt davon her, daß sie viele *rubens*-Eizellen besitzt und deswegen viele nicht lebensfähige Homozygoten erzeugt (vgl. Renner 1917, S. 142, 159). Wenn die bei München wild wachsende Rasse wenige taube Samen, also wenige oder keine *rubens*-Eizellen hat, ist es wahrscheinlich, daß sie auch sonst „normal", d. h. s S, nicht S S, ist.

2) Bald hinter Luckenwalde tritt die Bahn, von Berlin her kommend, in einen Kiefernwald, den (nach dem Kloster Zinna benannten) Forst Zinna ein, den sie bei km 57 (von Berlin aus gerechnet) verläßt. Standorte, die auf dieser Strecke liegen, sind in den Belegen (vgl. unten) mit Luckenwalde bezeichnet, das folgende, durch freies Gelände führende Stück ist gemeint, wenn von Jüterbog die Rede ist. Die meisten Fundstellen sind in meinen Aufzeichnungen viel genauer angegeben. Das ist leicht, weil der Bahnkörper von 100 zu 100 Meter markiert ist, und für wiederholte Beobachtung eines und desselben Bestandes sehr günstig. Der Boden des Geländes ist armer Sand.

dabei ergab sich, daß außer *O. biennis*, die wenigstens jetzt am allerhäufigsten vorkommt — es ist mir so, als ob sie vor zehn Jahren noch nicht so vorherrschend gewesen wäre —, viel typische *O. ammophila* Focke (Fig. 1) sich findet, ganz mit der von E. Hoeppener auf Helgoland gesammelten Form übereinstimmend, und in etwas geringerer Zahl *O. germanica* Boedijn (Fig. 2), die nichts anderes als eine stärker pigmentierte Form der *O. ammophila* ist (H. u. R. 1928, S. 2). Am natürlichen Standort hat *O. ammophila* zur Blütezeit farblose, *O. germanica*

Fig. 1. *O. ammophila*, vom Standort bei Jüterbog, auf schwach bewachsenem Sand, ungewöhnlich kräftig, deswegen ähnlich wie im Garten stark schief gewachsen und zuletzt fast niederliegend.

ausgesprochen hellrote Blattnerven; die Färbung des Kelchs variiert bei beiden sehr, unter gleichen Bedingungen und in gleichem Alter ist der Kelch der *germanica* immer viel stärker mit einem ins Braune gehenden Rot überlaufen als der der *ammophila*, der ganz grün sein kann und bei starker Färbung fast ziegelrot erscheint. Auch bei Kultur im Garten ist außer der verschiedenen Ausbildung des Anthokyans kein Unterschied zwischen den beiden Formen zu finden[1]).

1) Was K. Wein in einer soeben erschienenen Arbeit (Nordamerikanische *Oenothera*-Arten als Gartenpflanzen und Epökophyten in Europa während des 17. und 18. Jahrhunderts, in Beih. z. Bot. Zentralbl., S. 419—543) über das Verhältnis

Der unterscheidende Farbfaktor gehört dem Komplex *rigens* an. Der Bastard *O.* (*germanica* × R-*biennis*) R-*rubirigida* hat rotbraun angelaufene Kelche und leuchtend rote Spitzen der jungen Brakteen und Kelchzipfel, bei *O.* (*ammophila* × R-*biennis*) R-*rubirigida* sind die Kelche grün, erst spät im Jahr leicht rot angelaufen, die Spitzen der Brakteen und Kelchzipfel sind hellrot. Die rötliche Färbung der Blattnerven bei *O. germanica* ist vielleicht Wirkung desselben Pigmentfaktors, der in den Blüten wirksam wird; jedenfalls ist der Letalfaktor R, der dem *rubens*-Komplex von *O. biennis* eigen ist und sich z. B. auch in der ausgesprochen rotnervigen *O. muricata* von Venedig findet, bei der typischen *O. germanica* nicht vorhanden, wie die Lebensfähigkeit der R-*rubirigida* ausweist.

Fig. 2. *O. ammophila* var. *germanica*. Aus Wildsamen von Luckenwalde erzogen, 1935/161, 27. Juli.

Der Pollenkomplex der *O. germanica* stimmt mit dem der *O. ammophila* völlig überein. Die aus *O. biennis* ♀ gewonnenen *albipercurvae* z. B. sind nicht unterscheidbar. In der Diakinese bildet *O. germanica* ebenso wie die typische *O. ammophila* einen 12-Ring und ein freies Paar.

---

zwischen *O. ammophila* und *O. germanica* sagt (S. 522), trifft nicht zu. Auch sonst bekommt man den Eindruck, daß der Verf. bei seinen sehr verdienstlichen Studien über die Geschichte der Oenotheren versäumt hat, sich die heute lebenden Formen im Leben anzusehen. Daß die experimentellen Daten, die er überall berücksichtigt, nicht immer ganz richtig bewertet sind, kann bei der Schwierigkeit des Gegenstandes nicht wundernehmen. Zum Beispiel ist die Darstellung des Problems der *O. biennis sulfurea*, das seit einiger Zeit völlig klar liegt, nicht ganz zutreffend (S. 483).

Das Elbetal, in dem *O.* „*muricata*" von Böhmen bis zur Mündung vorkommen soll, ist bei Wittenberg von Jüterbog nicht weit entfernt, und Jüterbog und Luckenwalde liegen an einem Nebenflüßchen der in die Elbe mündenden Havel. Im Botanischen Museum zu Berlin liegt fraglose *O. ammophila* von Wittenberg und vom Elbeufer bei Lauenburg und Hamburg. Auch auf den Inseln westlich von der Elbemündung ist *O. ammophila* sicher heimisch. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die *O. muricata* des ganzen Elbegebiets zu *O. ammophila* gehört.

Abänderungen von *O. ammophila* (samt *germanica*) sind mir nicht bekanntgeworden, nur eine *hemigigas* ist einmal im Garten aufgetreten.

### 3. O. syrticola Bartlett.

Mit der holländischen, von de Vries studierten *O. muricata* ist die süddeutsche Form identisch, die ich bei Ulm an der Donau und an der Iller gesammelt habe. Ich habe die holländische Pflanze zwar nicht gesehen, aber unter dem Samenmaterial, das Herr de Vries mir zu Beginn meiner Versuche überließ, waren spätere Generationen von *O.* (*muricata* × *biennis*) *rubirigida* und *O.* (*biennis* × *muricata*) *albicurva*, und diese stimmten mit den Bastarden überein, die ich aus der Ulmer (und vorher aus der Venediger) *O. muricata* herstellte. Aus der Gegend von Freiburg i. Br. habe ich im dortigen Herbar eine (1902 gesammelte) Pflanze gesehen, die der Ulmer Sippe gleicht[1]). Es darf also angenommen werden, daß die *O. muricata* des Rhein- und Donaugebiets *O. syrticola* Bartl. ist. — Abbildungen bei de Vries (1913, Taf. VII, farbig; die Stengeltupfung ist, wie überall bei de Vries, außer acht gelassen); bei Renner (1917, S. 160, 161); Sämlinge s. unten S. 221.

Die Eizellenkomplexe von *O. ammophila* und *syrticola* sind so gut wie identisch; ich habe sie *rigens* genannt. Die Unterschiede liegen in den Pollenkomplexen: *curvans* von *O. syrticola* vererbt Margination (M), d. h. Rotrandigkeit der Blätter und Brakteen und leicht rötlichen Anflug der jungen Infloreszenzachsen, *percurvans* der *O. ammophila* vererbt Stengeltupfung, d. h. Rotfärbung der kleinen Polster, auf denen die stärksten Haare stehen, dazu sehr starkes Überhängen der Stengelgipfel und besonders kräftigen Wuchs. Auch *rigens* besitzt einen Tupfenfaktor, P, der aber mit dem von *percurvans* nicht identisch ist. In der Meiose bildet *O. syrticola* einen 14-gliedrigen Chromosomenring, *O. ammophila* einen 12-Ring und ein freies Paar.

---

1) Daß aber auch *O. parviflora* L. dort vorkommt, ist mir sehr wahrscheinlich.

Abänderungen von *O. syrticola* kenne ich nicht. Zum Teil mag das darin begründet sein, daß meist nur wenige und wohl immer die gesündesten Sämlinge aus den Keimschalen ausgepflanzt wurden.

Eine rotnervige Varietät, von K. Goebel am Lido bei Venedig gesammelt, habe ich seit 1912 in Kultur, länger als die von Ulm (1917 gesammelt, seit 1918 kultiviert). Der Rotnervfaktor gehört dem *rigens*-Komplex an und ist mit dem Letalfaktor R von *O. biennis* identisch; deswegen ist eine *rubirigida* aus *O. muricata* Venedig nur zu gewinnen, wenn r-*biennis*, nicht wenn R-*biennis* als Vater dient. Die Behaarung der venetianischen Sippe, besonders am Kelch und an der Frucht, ist deutlich stärker als die der Ulmer Form, und zwar kommt auch dieser Unterschied dem *rigens*-Komplex zu. Denn r-*muricata*×R-*muricata* ist feinhaarig wie die Mutter, R-*muricata*×r-*muricata* hat längere Haare, wieder wie die Mutter; nach der Mutter schlägt auch jeweils die Nervenfarbe, und vermutlich wird der Unterschied in der Behaarung eben durch das R-r-Chromosom mitbedingt, wie analoge Erfahrungen mit *O. ammophila* zeigen (vgl. unten S. 202). Vgl. die Belege Nr. 834 bis 837, S. 218f.

### 4. Oenothera parviflora L. (= O. pachycarpa Renner).

*O. muricata* wird auch für Schlesien angegeben, von Breslau bis Grünberg. Auf meine Bitte sammelte Herr Garteninspektor A. Peitscher, Jena, im Juli 1935 in seiner Heimat bei Waldenburg an mehreren Stellen Oenotheren, und auch sein Bruder, Herr H. Peitscher in Waldenburg, schickte dankenswerter Weise noch mehr Samenmaterial von einem benachbarten Standort. Der Habitus der sehr kleinblütigen Pflanzen, die außer *O. biennis* gefunden wurden, machte es wahrscheinlich, und die Aufzucht im Garten[1]) brachte die Gewißheit, daß es sich um die Form handelt, die mein Schüler Rudloff unter dem Namen *O. pachycarpa* bearbeitet hat (Fig. 3). Ich hatte die Pflanze 1920 im Botanischen Garten in Jena ohne Namen vorgefunden und früher auch im Botanischen Garten in München gesehen; die Herkunft war in beiden Fällen unbekannt.

Nach der Beschreibung und den Abbildungen bei Mac Dougal, Vail u. Shull (1907, S. 71ff.) liegt eine Form vor, die zu *O. parvi-*

1) Das in den Belegen aufgeführte ganz gleichförmige Material stammt vom Bahndamm am Güterbahnhof Altwasser, gegen Waldenburg zu, und von der Tichauer Wiese bei Waldenburg. Im Herbarium Silesiacum in Breslau findet sich dieselbe Form von Fellhammer bei Waldenburg (1934) und vom Oderufer bei Glogau (1898). Andere als *O.* „*muricata*" bezeichnete schlesische Materialien gehören zu verschiedenen anderen Arten.

*flora* L. gerechnet werden kann. Nach der Originaldiagnose bei Linné (1759), wie sie von den genannten Autoren wiedergegeben wird (S. 72), sollte bei dieser Art „*margo coronans fructum, non uti praecedentis (id est O. ae biennis) quadrifidus, sed octofidus*" sein[1]). Tatsächlich sind die vier Zähne des Krönchens, zu dem der Saum des Fruchtknotens nach der Ablösung des röhrenförmigen Hypanthium auswächst, bei meinen Pflanzen länger als bei den anderen Arten und kurz vor dem Aufspringen der Kapsel in der Mitte deutlich eingekerbt, aber doch nicht so tief, daß man das Krönchen kurzweg als achtzackig bezeichnen möchte, und angedeutet finde ich diese Einkerbung mitunter auch bei *O. syrticola*. Für floristische Zwecke wird die schlesische Pflanze unbedenklich als *O. parviflora* L. bezeichnet werden dürfen; wenn sich andere Sippen, die unter diesem Namen gehen, genetisch von der ostdeutschen Form unterscheiden, kann der Name *pachycarpa*, den ich nach den plumpen Früchten gewählt habe, zur genaueren Bestimmung verwendet werden. — Ob die *O. muricata* des Odergebiets auch sonst *O. parviflora* L.

Fig. 3. *O. parviflora*. Aus Wildsamen von Waldenburg in Schlesien erzogen. 14. Aug. 1936.

1) H. de Vries gibt für *O. parviflora* an, daß „ihre Kapsel achtspaltig, statt vierspaltig aufspringt" (Mutationstheorie I, S. 331). Wenn er die Art selber gesehen hat, muß er ein nicht normales Material vor sich gehabt haben. Aber vielleicht ist nur die Beschreibung von Linné mißverstanden.

ist, bleibt zu prüfen. Daß *O. parviflora* auch anderwärts vorkommt, scheint mir sicher[1]).

Das habituelle Verhältnis der bis jetzt genannten Arten wird am besten so gekennzeichnet, daß, von der Blütengröße abgesehen, *O. parviflora* mit ihren fast kahlen, rotnervigen, nicht sehr schmalen, aber marginaten Blättern und ihren kaum nickenden, nicht getupften Stengelgipfeln zwischen *O. biennis* und *O. syrticola* steht und die Charaktere der *O. syrticola* — Behaarung, Stengeltupfung, Überhängen der Gipfel — in der *O. ammophila* gesteigert erscheinen. Die Blütengröße allerdings fällt in dieser Reihe vom Maximum in *O. biennis* zum Minimum in *O. parviflora* und steigt dann wieder über *O. syrticola* zu *O. ammophila*.

Nach den Untersuchungen von Rudloff an der Sippe des Jenaer Gartens — die schlesischen Pflanzen werden eben erst analysiert — ist der Pollenkomplex *subcurvans* der *O. parviflora* dem der *O. syrticola*, *curvans*, recht ähnlich. Er vererbt wie dieser Margination der Blätter und ein allerdings nur kurz dauerndes und nur eben angedeutetes Nicken der Infloreszenzspitzen. Der Eizellenkomplex *augens* ist so genannt worden, weil er besonders starke Rosettenbildung bedingt; die Rotnervigkeit, die er vererbt, beruht nicht auf dem letalen Faktor R von *rubens*, weil die Verbindung *augens* × R-*rubens* lebt; der Tupfenfaktor von *rigens* fehlt ihm, aber vor allem spät im Jahr und bei kühler Witterung kann die *O. parviflora* doch ganz schwach getupft erscheinen, weil der Faktor M die Fähigkeit hat, die Haarbasen, ähnlich wie P, rot zu färben. — In der Diakinese ordnen sich nach Rudloff alle Chromosomen in einen Ring.

### 5. Oenothera rubricaulis Klebahn (= O. biennis var. parviflora Lév., O. muricata var. latifolia Asch.).

Die fragliche Form des deutschen Nordostens habe ich im August 1934 an der Bernsteinküste bei Fischhausen, nächst dem Gut Gaffken, wo ich Gast meines Jenaer Kollegen Max Wien war, angetroffen, und der Fund gab Veranlassung, auf der Reise weiter nach Oenotheren auszuschauen. Ich fand sie dann noch bei Pillau am Frischen Haff, mit wenig *O. biennis*, an der nördlichen Samlandküste bei Rauschen und Kranz, auf der Kurischen Nehrung bei Rossitten, und zwar am Seestrand, nicht auf der Haffseite — am nördlichsten Punkt, den ich erreichte, in Nidden, war sie durch *O. biennis* ersetzt —, bei Danzig am Badestrand von Zoppot (viel, mit *O. biennis*) und von Heubude

1) In Herbarien glaube ich sie gesehen zu haben von Freiburg i. Br., von der oberen Mosel (1891), aus der Rheinpfalz (1930), von Berlin (1863, 1864, 1890); die ältesten Stücke aus Göttingen, kultiviert 1758—1764 (Berliner Herbar).

(wenig, mit viel *O. Bauri*, vgl. unten), hier überall auf Sanddünen unmittelbar am Seestrand; endlich im Binnenland bei Marienburg, an einem Straßendamm in Gesellschaft von wenig *O. biennis*. Der auffälligste Unterschied gegenüber der *O. biennis* ist die dunkelrote Färbung der jungen Infloreszenzachsen und ausgeprägte Stengel- und Fruchtknotentupfung durch derbe, dunkelrote Haarpolster; diese Pigmentierung war es sicher, was Ascherson dazu bestimmte, die Pflanze als Varietät von *O. muricata* anzusprechen. Nach dem aufrechten Wuchs und der hinter *O. biennis* nicht weit zurückbleibenden Blütengröße (Fig. 4) schließt sie sich an *O. biennis* an. Sie hat aber schon einen eindeutigen Namen bekommen: Klebahn hat sie (nach den roten Stengelspitzen) als *O. rubricaulis* beschrieben und schöne Bilder, darunter auch ein farbiges, von ihr gegeben (1914, S. 12 ff. und Tafel IV—X). Die gelegentliche Zerschlitzung der Kronblätter, die Klebahn hervorhebt, habe ich im Garten mitunter auch gesehen, aber nicht oft.

Fig. 4. Links *O. biennis* aus Wildsamen von Zoppot, 1935/152. Rechts *O. rubricaulis* aus Wildsamen von Heubude bei Danzig, besonders kleinblütig, 1935/143. 19. Aug.

Rudloff hat die Sippe von Klebahn, aus der Lüneburger Heide, analysiert und ermittelt, daß sie mit *O. biennis* den Pollenkomplex (*rubens*) gemein hat und einen Eizellenkomplex besitzt, der sich von *albicans* der *O. biennis* auffällig durch die Vererbung der Stengelfärbung und Tupfung unterscheidet; er ist deswegen *tingens* genannt worden. Schon Rudloff hat aus den Daten Klebahns (1914 und 1925) schließen können, daß *tingens* den Gelbfaktor S besitzt,

nicht s wie *albicans;* ich habe drei meiner Materialien, von Kranz, von Pillau und von Zoppot, ebenfalls durch Kreuzung mit *O. biennis f. sulfurea* geprüft und dasselbe Ergebnis bekommen. Auch *rubens* von *O. rubricaulis* vererbt, wie schon Rudloff fand, sattgelbe Krone (vgl. Nr. 743).

Rudloff hat einen ungetupften Typus, der in der $F_2$ der *O.* (*rubricaulis* × *suaveolens*) *flavitincta* auftritt, als *lutescens* (= let-*flavens* · *x-flavens*) angesprochen. Ich habe die Verbindung (aus dem Material von Klebahn) noch einmal aufgezogen, um zu prüfen, ob nicht doch ein Austausch des Tupfenfaktors statt des Letalfaktors vorliegt. Nach dem Habitus ist die fragliche p-Form der $F_2$ eher eine p-*tingens* · *flavens* als eine *lutescens*, und sie bildet auch in der Diakinese nicht 7 Paare, sondern 5 Paare und einen 4-Ring. Die P-Form der $F_2$, wohl mit $F_1$ identisch, bildet 6, 4, 2, 2. Der Unterschied gegenüber *albicans*, das mit *flavens* nur 1 Paar bildet, ist also groß, und der Befund Rudloffs, daß die *O. rubricaulis* in der Diakinese einen 6- und einen 8-Ring zeige wie *O. biennis*, erscheint daneben überraschend. Nachprüfung an gut fixiertem Material von Zoppot ergab, daß alle 14 Chromosomen sich in einen Ring ordnen.

Nach den Floren ist *O. rubricaulis* die für das Gebiet zwischen Weichsel und Memel charakteristische Art. Versprengt ist sie, wie erwähnt, in der Lüneburger Heide gefunden, und nach Hegi (S. 867) auch in Brandenburg, in Westfalen, sogar in Bayern[1]) und in der Schweiz. Es wird zu prüfen sein, ob nicht im einen oder anderen Fall Verwechselung mit dem Bastard *O.* (*muricata* × *biennis*) *rubirigida* vorliegt, der ihr ähnlich ist[2]). Die Westgrenze des zusammenhängenden Gebiets ihrer Verbreitung habe ich auf der Eisenbahnfahrt von Danzig durch Pommern nicht feststellen können, weil vom fahrenden Zug *O. biennis* und *rubricaulis* nicht zu unterscheiden sind; *biennis*-artige Oenotheren habe ich bei Belgard, Stettin, Pasewalk, Bergen auf Rügen, Angermünde, Chorin, Eberswalde und von da bis Berlin viel gesehen.

---

1) Nach Vollmann (S. 545) kommt *O. muricata* var. *latifolia* Asch. bei Dillingen vor. Im Herbarium von Herrn C. J. Mayer in München liegt ein sehr breitblättriger *muricata*-Typus mit stark gebogenem Gipfel, bei Dillingen von Kränzle 1895 gesammelt. Vielleicht bezieht sich Vollmanns Angabe auf diese Pflanze, die mit *O. rubricaulis* nichts zu tun hat.

2) Das betont auch Ascherson (1864, S. 213). Er sagt: „*O. muricata* b) *latifolia* ist von der Bastardform (nämlich ‚*O. biennis* × *muricata*', in Wirklichkeit *O. muricata* ♀ × *biennis* ♂) kaum zu unterscheiden, da sie sich der *O. biennis* entschieden nähert". — Herbarstücke, die mir zu *O. rubricaulis* zu gehören scheinen und die teils als *O. muricata*, teils als *O. biennis* var. *parviflora* bezeichnet sind, finden sich, bei Breslau gesammelt, in den dortigen Herbarien. Auch von Berlin habe ich Herbarstücke gesehen.

### 6. Oenothera Bauri Boedijn.

Während im Gebiet von Danzig *O. rubricaulis* und *O. biennis* an den Strandpromenaden von Zoppot in Menge vorkommen, fand ich weiter östlich, am Badestrand von Heubude, neben wenig *rubricaulis* fast reine Bestände einer dritten Art, die sich durch rotstreifige Kelche und sehr fein getupfte Stengel scharf unterscheidet [Fig. 5][1]). Im Garten wird sie mannshoch, sehr schlank, die Blätter sind anfangs stark gedreht, die kleinen Blüten öffnen sich in den ersten Wochen gar nicht und auch später nur bei sonnigem Wetter. Die Pflanze stimmt in allen Merkmalen überein mit einer Art, die von E. Baur 1918 bei Friedrichshagen bei Berlin gesammelt und von Boedijn als *O. Bauri* beschrieben worden ist (1924, S. 360; 1925, S. 245, 247, Fig. 31); ich habe von Boedijns Material Samen aus Amsterdam erhalten und daraus zwei Generationen 1931 und 1933 erzogen. Die genetische und cytologische Analyse ist an der Danziger Sippe begonnen; die Pflanze bildet in der Diakinese einen Ring von 14 Gliedern und erweist sich dementsprechend als heterogam. Beide Komplexe vererben Stengeltupfen und Kelchstreifen,

Fig. 5. Links *O. Bauri* von Heubude, rotkelchig, zweite Generation, 1936/113. Rechts *O. Wienii* von Heubude, grünkelchig, zweite Generation, 1936/120. 14. Aug.

1) Herr C. J. Mayer in München hat dieselbe Form am selben Standort schon 1928 gesammelt.

der Eizellenkomplex *laxans* die lockere Infloreszenz, der Pollenkomplex *undans* die welligen Blätter[1]). Von den experimentell studierten Arten steht *O. Cockerelli* Bartl. im Habitus am nächsten; auch Boedijn stellt die beiden Arten in seinem „Stammbaum", der allerdings in anderen Punkten sehr anfechtbar ist, dicht nebeneinander (1924, S. 359; 1925, S. 249). — Die Art dürfte im Weichselgebiet weiter verbreitet sein. Im Berliner Herbar liegt eine wahrscheinlich hierhergehörige Pflanze, die 1896 am Weichselufer bei Sinow (Kr. Opatow, also in der Nähe der Einmündung des San) gesammelt ist. Ein ähnlicher Typus ist in Breslau 1931 und 1934 beobachtet, wohl adventiv (Herb. Silesiacum, Breslau).

Fig. 6. *O. nova* von Jüterbog, aus Wildsamen, 1935/169. 13. Aug.

### 7. O. nova von Jüterbog.

Eine Art, die der *O. Cockerelli* noch ähnlicher ist als die *O. Bauri*, wächst bis jetzt in geringer Zahl bei Jüterbog auf Sandboden in Gesellschaft von *O. biennis*, *ammophila*, *germanica*, *albipercurva*, *rubirigida*. Der Stengel wird im Garten hoch und stark, ist fein getupft, der Kelch grün, dicht mit kurzen anliegenden Haaren bedeckt, später ganz leicht rötlich gestreift. Die Blätter fühlen sich wegen ihrer kurzen weichen Behaarung fast samtig an; wenn es sich herausstellen sollte, daß die Art unbeschrieben ist, könnte sie *mollis* heißen (Fig. 6). Sie bildet in der Diakinese eine Kette von 14 Gliedern, ist heterogam, mit wenig voneinander verschiedenen Komplexen, die beide Stengeltupfen vererben (Nr. 840, 841). Für unseren Gegenstand wird sie erst dann von größerem Interesse werden, wenn sie sich einbürgert oder anderswo schon eingebürgert ist.

### 8. Großblütige Oenotheren.

Die großblütigen, meist als *O. grandiflora* Aiton bezeichneten verwilderten Formen dürften mindestens teilweise der *O. Lamarckiana* de Vries nahestehen, die nicht selten in Gärten gehalten wird. Selber

1) Gates hat für den Pollenkomplex der *O. eriensis* den Namen *undulans* gewählt (1932, mit Catcheside, S. 155).

habe ich eine verwilderte *O. Lamarckiana* nur einmal gesehen, bei Kiefersfelden in Oberbayern, nahe dem Wendelstein; weil die Samen nicht reif waren, konnte ich sie nicht in Kultur nehmen.

Sonst ist mir eine großblütige, rotkelchige, von *O. Lamarckiana* verschiedene Art in einem kleinen Bestand von einem Dutzend Exemplaren am Bahndamm zwischen Jüterbog und Luckenwalde zu Gesicht gekommen, nicht weit vom Bahnhof von Kloster Zinna (Juli 1936). Die Blüten sind nicht ganz so groß wie bei *O. Lamarckiana*, die Kelche plumper, fast ganz rot. Sie soll einstweilen *O. nova von Zinna* heißen; falls sie unbeschrieben ist, *coronifera*. Es wird leicht zu verfolgen sein ob sie sich dort einbürgert.

Was als *O. grandiflora* im Berliner Botanischen Museum liegt, in den 70er Jahren bei Oderberg und Prenzlau gesammelt, sieht sehr *Lamarckiana*-ähnlich aus. Eine Pflanze von Oderberg vom Jahre 1900, ohne Speciesbezeichnung, erinnert an die rotkelchige Form von Zinna. Die schlesischen Materialien, die ich gesehen habe, werden ebenfalls *O. Lamarckiana* sein; sie sind zwischen 1879 und 1927 gesammelt. In München liegt *O. Lamarckiana* von Starnberg bei München (1902) und von Yverdon (Schweiz, Neuenburger See 1920).

### 9. Homozygotische Oenotheren.

Die einzige homozygotische, sieben freie Chromosomenpaare bildende *Oenothera*, die bis jetzt in Deutschland wild gefunden wurde, ist die kleinblütige *O. purpurata* Klebahn in der Lüneburger Heide. Nach den ausgedehnten Untersuchungen Clelands (1935) sind die homozygotischen, der *O. Hookeri* verwandten Arten und Rassen in Kalifornien zu Hause, während alle ostamerikanischen Arten Komplexheterozygoten sind, wie die neuesten Studien von Gates über Wildformen aus Ostkanada (1936) wieder bestätigen.

## II. Spontane Oenothera-Bastarde.

Daß Bastarde zwischen *O. biennis* und *O. muricata* gelegentlich unter den Eltern gefunden werden, geben viele deutsche Floren an (z. B. Hegi, S. 873), und auch de Vries berichtet darüber von den holländischen Dünen (1913, S. 38). Das Experiment hat gezeigt, daß die reziproken Kreuzungen ganz verschiedene Mischlinge liefern (de Vries u. a.), und so ist auch im Freien mit zwei primären Bastarden[1]) zu rechnen. Herbarstudien haben diese Voraussage schon bestätigt, sollen aber auf breiterer Grundlage weitergeführt werden.

### 1. Bastarde zwischen O. biennis und O. ammophila.

An der Bahnstrecke zwischen Jüterbog und Luckenwalde, am Bahndamm und auf den sandigen Rainen neben dem Bahnkörper,

1) Welcher unter *O. Braunii* Döll zu verstehen ist, weiß ich noch nicht zu sagen; vielleicht beide?

wachsen *O. biennis* und *O. ammophila* vielfach durcheinander, und so fehlen auch die Bastarde nicht. Häufig ist *O. (biennis × ammophila) albipercurva* (Fig. 7, 8), nickend, der *O. ammophila* ähnlich, viel seltener *O. (ammophila × biennis) rubirigida* (Fig. 9), aufrecht, von der *O. biennis* hauptsächlich durch die Stengeltupfen unterschieden. Bei der *rubirigida* ist nach der Färbung des Kelches (vgl. oben) auch zu entscheiden, ob typische *ammophila* oder var. *germanica* Mutter war.

Fig. 7. *O. (biennis × ammophila) P-albipercurva*, links normal, rechts schmalblättrige, wohl trisome Mutante, Nachkommen der aus Wildsamen von Jüterbog aufgewachsenen Mutante. 1936/155, 23. Juli.

Außer den beiden zu erwartenden, mir aus dem Garten schon bekannten Mischlingen fand sich, und zwar recht häufig, eine dritte Zwischenform, deren Herkunft noch rätselhaft ist. Sie stimmt mit der *albipercurva* im Habitus ganz überein (Fig. 10), besitzt aber nicht die gerade bei dieser so auffallenden roten Tupfen an den Stengeln, Fruchtknoten, Kelchen (Fig. 8); bei Gartenkultur erscheinen erst spät im Jahr spärliche, kleine hellrote Tupfen an den Fruchtknoten und am Stengel zwischen den jungen Blüten. Ich bezeichne sie als p-*albipercurva* oder *albipercurva impunctata*; p-*percurvans* ist, wie die Kreuzung mit *albivelutina* ♂ zeigt, eizellen-inaktiv, wie P-*percurvans* (Nr. 792). Ob sie aus der Kreuzung der *O. biennis* mit einer besonderen Sippe der *O. ammophila* hervorgegangen oder aus der gewöhnlichen *albipercurva* durch Verlust bzw. Abänderung des Tupfenfaktors entstanden ist, wird

sich vielleicht noch entscheiden lassen. Bis jetzt habe ich eine Pp-*ammophila* = P-*rigens* · p-*percurvans* noch nicht gefunden. Aber auch wenn eine solche aufgefunden wird, muß geprüft werden, ob sie nicht sekundär durch Kreuzung der gewöhnlichen *O. ammophila* mit der p-*albipercurva* entstanden sein kann.

Die einzige p-*albipercurva*-Sippe, die im Jahre 1935 aufgezogen wurde, erwies sich bei Kreuzung mit *O. biennis* f. *sulfurea* ♂ (Nr. 791) als mit einem normalen, d. h. s-*albicans* ausgestattet. Von den P-*albipercurvae* wurde nur eine besonders großblütige Sippe auf dieselbe Weise geprüft (Nr. 780); sie gab sattgelbe *biennis*, besitzt also S-*albicans*. Wieder ist nicht zu entscheiden, ob schon die *O. biennis*, die zur Mutter der *albipercurva* wurde, eine S-*albicans*-Eizelle geliefert hatte oder die Änderung von s- zu S-*albicans* erst in einer Keimzelle des Bastards eingetreten ist; davon, daß der Bastard gut fruchtbar ist, wird noch zu reden sein. Die Chromosomenbindung in der Meiose ist bei P- und p-*albipercurva* die gleiche, ein 12-Ring und ein Paar.

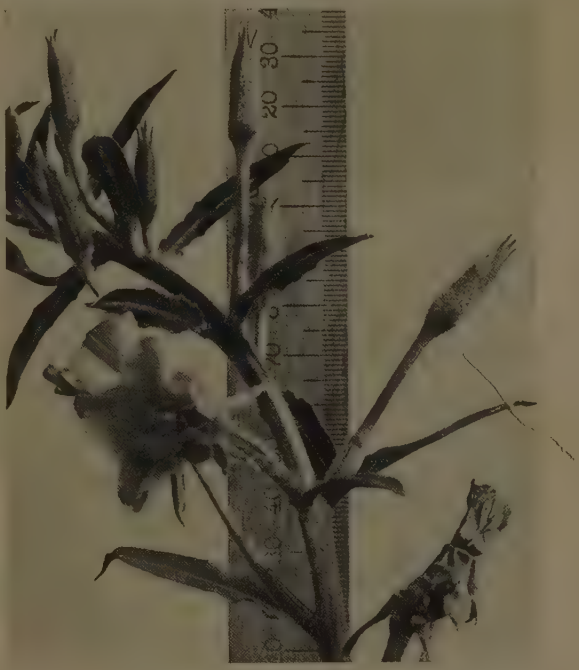


Fig. 8. *O.* (*biennis* × *ammophila* von Helgoland) *albipercurva*. 1929/53, 18. Aug.

### 2. Bastarde zwischen O. biennis und O. rubricaulis.

Weil sich die beiden Arten nur in den Eizellen-, nicht im Pollenkomplex unterscheiden, liefern Kreuzungen jeweils die Art, die als

Mutter gedient hat (vgl. Rudloff). Bastardierung, die in gemischten Populationen sicher vorkommt, macht sich also nicht bemerkbar. Nur wenn der Basterd *rubricaulis* × *biennis sulfurea* entsteht, läßt die züchterische Analyse ihn als Bastard erkennen.

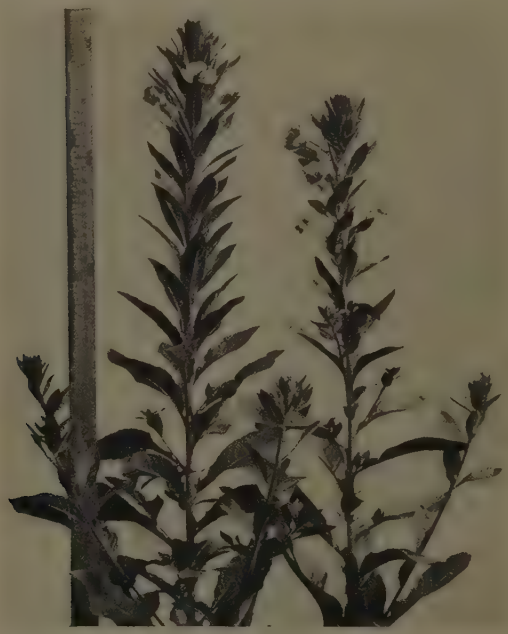


Fig. 9. *O.* (*ammophila* var. *germanica* × *biennis*) *rubirigida* rot- und spitzkelchig aus Wildsamen einer *rubirigida* von Luckenwalde, also mindestens $F_2$, 1935/157. Rechts *O.* (*ammophila* × *biennis*) *rubirigida* grün- und stumpfkelchig aus Wildsamen einer *rubirigida* von Luckenwalde, also mindestens $F_2$, 1935/160. 27. Aug.

### 3. Bastarde zwischen O. rubricaulis und O. Bauri.

Neben der *O. Bauri* wurde bei Danzig, am Strand von Heubude, auch eine Form gefunden, die sich von der typischen nur durch die grünen, nicht roten Kelche unterschied. Die rotkelchige wurde als die typische angesprochen, weil die grünkelchige etwas weniger häufig war. Bei der Aufzucht im Garten wurden die Unterschiede deutlicher (Fig. 5): die grünkelchige hat weniger gedrehte Blätter, etwas dichtere Blütenstände und weniger schlanke Knospen. Bei Kreuzung mit *O. biennis* ♂ entstand *O. rubricaulis* (Nr. 828, 832). Der fragliche Typus ist also aus der Kreuzung *O. rubricaulis* × *Bauri* entstanden, ist ein Bastard von der Konstitution *tingens · undans;* für floristische Zwecke soll er den Namen *O. Wienii* führen[1]). Wie schon erwähnt, fand sich *O. rubricaulis*, allerdings selten, zwischen den beiden *Bauri*-Typen. Den auch zu erwarten-

1) Nach dem Jenaer Physiker Max Wien, der früher an der Technischen Hochschule in Danzig tätig war.

den Mischling *O. Bauri* × *rubricaulis* habe ich nicht mitgebracht. Ich habe diese Verbindung, *laxans · rubens*, zwar nicht aus *O. rubricaulis*, aber aus *O. biennis* ♂ hergestellt (Nr. 821); sie hat breite Blätter und lockere Infloreszenzen und wäre mir am Standort sicher aufgefallen, wenn sie dagewesen wäre. Ob die *O. Bauri* auch am natürlichen Standort so oft die Blüten geschlossen hält wie im Garten, weiß ich nicht. Jedenfalls fand ich bei Heubude offene Blüten, Bestäubung mit fremdem Pollen ist also möglich, und deshalb könnte der Bastard *laxirubata* spontan wohl vorkommen.

Fig. 10. *O. p-albipercurva.* Links erste Generation aus Samen von Luckenwalde, 1936/191. Rechts zweite Generation von Jüterbog, 1936/167. 14. Aug.

Die Verbindung *O.* (*biennis* × *Bauri*) *albiundata* (Nr. 822) ist der *tinctiundata* recht ähnlich, hat aber noch weniger gedrehte Blätter, und die Blüten öffnen sich normal. Wenn *O. Bauri* irgendwo in Gesellschaft von *O. biennis* wächst, wird sich auch dieser Mischling einstellen. Die Kreuzung *O. biennis* × *Bauri* grünkelchig liefert denselben Bastard *albicans · undans*, wie zu erwarten (Nr. 829).

Die bei Heubude neben *O. Bauri* gesammelte *O. rubricaulis* hat von allen Sippen, die ich im Garten aufgezogen habe, die kleinsten Blüten (Kronblätter 20,5—22 mm lang und ebenso breit). Vielleicht ist sie durch die Kreuzung mit *O. Bauri* hindurchgegangen.

### 4. Bastarde zwischen O. biennis und O. „grandiflora".

Die oben erwähnte großblütige rotkelchige *Oenothera* am Bahndamm bei Kloster Zinna wächst in einem ausgedehnten Bestand von *O. biennis*. Der Neuankömmling nimmt mit 14 blühenden Pflanzen und etwa ebensovielen einjährigen Rosetten ein von *O. biennis* durchsetztes Gebiet ein, das 20 Schritte lang und wenige Schritte breit ist, aber schon ist der Bastard mit *O. biennis* entstanden, unverkennbar nach den plumperen, fast ganz grünen stark behaarten Knospen. Ein Stück des Mischlings stand im Juli 1936 in der Mitte des Bestandes der *nova*, je eines über die nördliche und über die südliche Grenze des Areals der *nova* 8 bzw. 5 Schritte weit vorgeschoben, im Gebiet der Mutter *O. biennis*. Der Pollen ist rascher vorgedrungen als die Samen, was nicht zu verwundern ist. Falls der Standort nicht zerstört wird, eignet er sich wegen seiner linearen Ausdehnung in idealer Weise für die weitere Beobachtung der Auseinandersetzung zwischen den beiden Arten, die hier aufeinander gestoßen sind.

## III. Die Absaaten aus wild gesammelten Früchten.

Wo am natürlichen Standort zwei Arten nebeneinander vorkommen und sich gelegentlich kreuzen, wie das Auftreten von Bastarden zeigt, möchte man erwarten, daß man bei Aussaat der aus spontaner Befruchtung entstandenen Samen nicht zu selten Bastarde erhalten könnte. Das hat sich aber nicht bestätigt. Die Absaaten haben fast nur die Mutterformen geliefert, trotzdem ich z. B. von *O. biennis* und *O. ammophila* Früchte gerade von solchen Individuen abnahm, die recht nahe bei Individuen der anderen Art standen[1]). *O. biennis*, *biennis sulfurea*, *ammophila*, *germanica*, *albipercurva*, p-*albipercurva*, *rubricaulis*, *Bauri*, *Bauri* grünkelchig, *nova von Jüterbog* — von der schlesischen *parviflora* ist nicht sicher, ob sie immer in der Nähe von *O. biennis* wuchs —, alle reproduzierten sie sich aus den wilden Samen völlig rein, mit Ausnahme einer P-*albipercurva* (Nr. 782), die mehr *biennis* (23 Stück) als *albipercurva* (15 Stück) ergab, und einer *biennis sulfurea*, die neben 56 blaßgelben 2 gelbe Pflanzen brachte; auch in einer *parviflora*-Familie (Nr. 818a) ist eine abweichende Rosette (die noch nicht geblüht hat) aufgetreten, vielleicht *parviflora*×*biennis*.

Alle Formen, mit denen wir es hier zu tun haben, bestäuben sich in der Knospe vor dem Aufblühen selbst. Die Narbenlappen liegen bis zur Mitte oder bis zum zweiten Drittel zwischen den Antheren,

1) de Vries (1913, S. 38) berichtet, daß er unter Samen von *O. muricata* Proben gefunden hat, „welche ganz oder teilweise von *O. biennis* befruchtet worden waren".

die sich oft schon einen Tag vor dem Aufblühen öffnen und den Pollen entlassen. Nach dem Aufblühen kann dann der obere Teil der Narben auf der Außenseite mit Pollen belegt werden, und zudem wird die ganze Innenfläche der erst jetzt spreizenden Narbenschenkel der ganzen Länge nach für Pollen zugänglich.

Bei *O. germanica* belegte ich an einigen dicht vor der Öffnung stehenden Blüten die Narben, nachdem sie sich in der Knospe bis zur halben Höhe mit eigenem Pollen hatten belegen können, in der oberen Hälfte mit *biennis*-Pollen. Aussaat einer halben Frucht gab 37 *germanica* und 22 *rubirigida* (Nr. 756). Die Knospenselbstbestäubung hatte also nicht ausgereicht, alle Samenanlagen zu befruchten. Derselbe Versuch ergab bei *O. ammophila* 73 *ammophila*, keine *rubirigida* (Nr. 753). Ob die Fruchtknoten auch bei *O. biennis*, die mehr Pollen hat als *O. ammophila*, durch die Selbstbestäubung in der Knospe mitunter noch nicht „gesättigt" sind, wurde noch nicht geprüft.

Wahrscheinlich sind die Bedingungen für sippenfremde Befruchtung nicht immer so günstig wie in dem erstgeschilderten Versuch. Bastardierung wird vor allem im Beginn der Blütezeit nicht leicht sein, weil bei den ersten Blüten die Staubbeutel besonders weit an den Narben hinaufgreifen. Die eingesammelten Früchte stammten aber fast durchweg aus den untersten Teilen der Blütenstände. Wenn man an einem Standort mit einer sehr gemischten Population, wie bei Jüterbog, Früchte von unzweifelhaft bestimmten Individuen sammeln will, wird man solche Stengel wählen, die auch noch Blüten tragen, und dann sind noch nicht viele Früchte reif[1]).

Ganz anders als die übrigen Formen verhielt sich die *rubirigida*. Es ist bekannt, daß der Bastard im Garten mit dem eigenen Pollen schlecht und mitunter gar nicht Frucht ansetzt (so auch jetzt wieder an Pflanzen aus wilden Rosetten beobachtet; Nr. 798), und dementsprechend zeigt die Aussaat der Wildsamen, daß hier am Standort regelmäßig Rückkreuzung mit *O. ammophila* stattfindet[2]). Die Absaat

1) Bei der ersten Begehung der Strecke Luckenwalde-Jüterbog, am 9. Sept. 1934, waren viele reife Früchte da, aber nur noch wenige Blüten. Bei der zweiten, am 21. Juli 1935, standen die Pflanzen in Vollblüte, dafür konnten nur wenige reife Früchte geerntet werden, von *rubirigida* überhaupt keine keimfähigen Samen; aufgezogen wurden 3 *germanica*-, 2 *ammophila*-, 2 p-*albipercurva*-Familien. Beim dritten Besuch, am 9. Aug. 1936, waren ebenfalls noch viele Blüten zu finden, so daß jedes Individuum identifiziert werden konnte, aber auch die Samenernte scheint befriedigend; aufgezogen werden die Pflanzen im nächsten Jahr.

2) Auch de Vries (1913, S. 39) hat aus Wildsamen von *O. (muricata* × *biennis) rubirigida* zwei Typen hervorgehen sehen, *rubirigida* und *muricata*.

von der grünkelchigen *O. (ammophila × biennis)* R-*rubirigida* (Nr. 801) gab nämlich: 1. R-*rubirigida* wie $F_1$, mit spitzen Blättern und Knospen; 2. R-*rubirigida* mit stumpfen Blättern und Knospen, also im sp-Faktor homozygotisch (Fig. 9; vgl. Renner 1925, S. 55); 3. *ammophila* weißnervig, typisch; 4. *ammophila* tief rotnervig (Fig. 11), also R-*rigens* · *percurvans*, stärker behaart, besonders am Kelch und an den Früchten; 5. *ammophila* weißnervig mit etwas schwächerer Behaarung als gewöhnlich, vielleicht auch mit etwas stumpferen Blättern, sp-*rigens* · *percurvans* (vermutet, durch die Kreuzung mit *biennis* ♂ bestätigt, Nr. 805); dieselbe Verbindung war jedenfalls auch in der rotnervigen Form vorhanden, isoliert ist sie nicht.

Fig. 11. *R-ammophila* aus Wildsamen einer *rubirigida* von Luckenwalde, 1935/160.

Die Nachkommenschaft einer rotkelchigen *O. (germanica × biennis) rubirigida* war ganz entsprechend zusammengesetzt (Nr. 810). Die R-*rubirigida*, meist Sp, wenig sp, hatte wieder rot angelaufene Kelche wie die Mutter; statt grünkelchiger *ammophila* erschien die rotkelchige var. *germanica*, und auch hier war die tief rotnervige R-Form von der schwach rötliche Nerven besitzenden r-Form sicher zu unterscheiden; als neuer Typus kam zu den vorher beschriebenen noch *rubipercurva* (Fig. 12) hinzu, teils r, teils R, durch breitere Blätter, heller grünes Laub und schwächere Behaarung von der *germanica* stark verschieden. Hier sind also alle Kombinationen da, wie sie als Ergebnis der Kreuzung *O. rubirigida × ammophila* beschrieben sind (Hoeppener u. R. 1928, S. 18, Nr. 18). Die im Garten vorgenommene Kreuzung einer $F_2$-*rubirigida* von Luckenwalde mit *germanica* ♂ hat auch alle diese Formen gebracht (Nr. 811).

Auch von R-*rubirigida* wurden einige Blüten im Garten zuerst der Selbstbestäubung in der Knospe überlassen und dann im oberen Narbenteil mit *ammophila*-Pollen belegt. Es entstanden einmal (Nr. 799)

7 *rubirigida*, davon 4 R, 3 r, und 36 *ammophila*, davon 22 r, 14 R. Die Überlegenheit des *ammophila*-Pollens gegenüber dem eigenen (*rubens*-) Pollen ist also schon hier deutlich. Ein anderes Mal (Nr. 802) entstand überhaupt nur *ammophila*, 71 Stück, die meisten gelb, worüber unten mehr (S. 209); und ebenso bei einem dritten Versuch (Nr. 811) nur *germanica* und *rubipercurva*.

Ob die aus Wildsamen der *rubirigida* hervorgegangenen *rubirigida*-Pflanzen dem eigenen Pollen des Bastards entstammen, ist auch nicht sicher. Befruchtung durch *biennis*-Pollen hat ja dieselbe Wirkung wie Selbstbefruchtung, ausgenommen das eine, daß aller Pollen der *O. biennis* die Konstitution R-*rubens* hat, während in der *rubirigida* auch r-*rubens* vorkommt. In dem Experiment mit kombinierter Selbst- und Fremdbestäubung wurde auch r-*rigida* gefunden (Nr. 799), aber gerade die Absaat aus den Wildfrüchten brachte nur R-*rigida*, wie sie bei Rückkreuzung mit *O. biennis* allein auftreten kann. Bei Selbstbestäubung einer *rubirigida*, die aus einer bei Luckenwalde gesammelten Rosette aufgezogen war, waren die R-Nachkommen jedenfalls viel zahlreicher als r; vielleicht fehlte r ganz (Nr. 800). Und ebenso lieferte die Kreuzung *O. biennis* × *rubirigida* spontan $F_2$ nur R-, keine r-*biennis* (Nr. 803).

Fig. 12. *R-rubipercurva*, zweite Generation 1936/128. (Erste Generation aus Samen einer *rubirigida* von Luckenwalde, 1935/157.) 23. Juli.

Noch ist ein Wort über die *rubipercurva* zu sagen, die als Ergebnis der spontanen und künstlichen Rückkreuzung der rotkelchigen *rubirigida* mit *ammophila* beobachtet wurde (Nr. 810, 811). In den Versuchen von Herrn Hoeppener war die *O. biennis* von München verwendet, deren *rubens*-Komplex ziemlich häufig eizellen-aktiv ist; es ist deshalb nicht verwunderlich, daß auch die *rubirigida rubens*-Eizellen besitzt. Die *O. biennis* von Jüterbog und Luckenwalde dagegen läßt *rubens* nur im Pollen (ganz ausnahmsweise auch in den Eizellen, wie

alle heterogamen Arten tun) aktiv werden. Aber der in der *rubipercurva* zur Beobachtung gekommene *rubens*-Komplex ist auch nicht normal *rubens*. Er ist nämlich, wie die Verbindung mit *O. biennis* ♀ und *Lamarckiana* ♂ zeigt (Nr. 816, 817), pollen-inaktiv. Es tritt hier also die „Inversion der Heterogamie" in Erscheinung, die ich bei der sehr ähnlich konstituierten *rubens · curvans* zuerst beobachtet habe (R. 1921, S. 618). Wenn ich aber damals die Ursache allein in dem artfremden Plasma zu finden glaubte, möchte ich jetzt annehmen, daß wenigstens mitunter, und so in dem Fall der *rubipercurva* von Luckenwalde, chromosomale Umkombination maßgebend ist. *Rigens · rubens* bildet — einerlei, ob *rigens* aus *O. syrticola* oder aus *ammophila* stammt — in der Diakinese einen 6-Ring und 4 Paare, unter denen 1 · 2 (mit r-R) und 5 · 6 (mit Sp-sp) identifiziert sind. Dafür, daß *rubens* in der *rubirigida* von Luckenwalde eizellen-aktiv wurde, ist wohl die Übernahme eines der Chromosomen aus *rigens* (1 · 2 kommt nicht in Betracht) verantwortlich zu machen.

## IV. Die Entstehung neuer Arten und Varietäten durch Kreuzung.

Von den beobachteten Bastarden ist *O.* (*biennis* × *ammophila*) *albipercurva* vielleicht auf dem Wege, zu einer neuen Art zu werden. Sie wächst bei Luckenwalde in Beständen von bis zu 50 und mehr Individuen, mit geringer Einsprengung der Elterarten, vermehrt sich also am Standort sicher aus Samen, statt nur immer wieder durch Bastardierung neu zu entstehen. Im Garten erweist sie sich als geradezu luxurierend. Sie wird höher als beide Eltern, fängt gleichzeitig mit *O. biennis* und früher als *O. ammophila* zu blühen an und blüht viel länger als die Eltern. Dazu sind ihre Früchte groß und reich an Samen. Von einer neuen Art, nicht bloß Varietät, könnte der Systematiker sprechen, weil die Unterschiede gegenüber *O. biennis* wie gegenüber *O. ammophila* sehr beträchtlich sind[1]), und der Genetiker müßte das Verfahren gutheißen, weil sich *albipercurva* in der Konstitution von *O. biennis* tiefer unterscheidet als *O. suaveolens* (*albicans · flavens; flavens* hat mit *rubens* viel mehr Ähnlichkeit als *percurvans*), und von *O. ammophila* tiefer als diese von *O. syrticola* (*percurvans* und *curvans* sind einander recht ähnlich, ähnlicher als *albicans* und *rigens*).

Die aus Wildsamen erzogenen Familien unterscheiden sich in der Blütengröße. Gewöhnlich waren die Kronenblätter 22 mm lang,

1) Ascherson hat *albipercurva* auf der Düne von Helgoland gesammelt (1899) und als „*Oenothera*" (ohne Speziesnamen) bezeichnet. Berliner Herbar.

28 mm breit, bei der Sippe Luckenwalde B aber 28 mm lang, 32 mm breit. Wahrscheinlich handelt es sich um Spaltungsprodukte, die in verschiedenen Blütengrößefaktoren homozygotisch geworden sind. Außer nach der Blütengröße spaltet die *albipercurva* nicht; in der Diakinese bildet sie einen 12-Ring und ein freies Paar.

Auch die *O.* (*rubricaulis* × *Bauri*) *tinctiundata* oder *O. Wienii* scheint sich bei Heubude aus Samen zu vermehren, und vielleicht sind die in der Blütengröße etwas verschiedenen Typen, die ich im Garten aus Wildfrüchten aufgezogen habe, Spaltungsprodukte späterer Generation.

Den Bastard *O.* (*biennis* × *syrticola*) *albicurva* kenne ich nicht lebend vom Wildstandort. Im Herbarium des Badischen Botanischen Vereins liegt er von dem klassischen Fundort bei Freiburg i. Br., ebenso, von A. Braun gesammelt, im Berliner Botanischen Museum. Bei Gartenkultur ist er schwächer als die Eltern, auch wenig fruchtbar, viel weniger als die *albipercurva*. De Vries (1913, S. 39) ist ihm in den Dünen nicht begegnet und meint, er sei zu schwach um dort zu gedeihen.

Ganz untauglich als neue Art ist die *O. rubirigida*, einerlei, ob aus *O. syrticola* (von de Vries beobachtet, in den Herbarien von Freiburg, München, Berlin vertreten) oder aus *O. ammophila* entstanden. Die Aussaat der Samen des *ammophila*-Bastards hat gezeigt, daß er sich oft mit der *O. ammophila* als Vater rückkreuzt und damit zu *O. ammophila* zurückkehrt; der *syrticola*-Mischling verhält sich nach de Vries (vgl. oben) im Freien nicht anders, weil er mit dem eigenen Pollen ebenfalls sehr wenig fruchtbar ist. Zwischen Jüterbog und Luckenwalde ist die *rubirigida* viel seltener als die *albipercurva*; auf der ganzen Strecke habe ich im Juli 1935 nur 15 Stück gezählt, im August 1936 bei sorgfältigerem Suchen 18 (dagegen von P-*albipercurva* weit über 100), beide Male mitunter 5—6 Pflanzen nahe beieinander. Als fraglose $F_2$-Individuen wären nur stumpfblättrige (sp-sp) Pflanzen zu erkennen, und solche habe ich nicht beobachtet; das ist auch nicht verwunderlich, weil sp-Homozygoten der verschiedensten Typen geschwächt erscheinen. Im allgemeinen wird die *rubirigida* also ein flüchtiges $F_1$-Dasein führen.

Bedeutsam könnte die *rubirigida* aber als Mutter neuer Varietäten der *O. ammophila* (wie der *O. syrticola*) werden. Die rotnervige *ammophila*, die im Garten aus der Absaat hervorging und die sich bei Selbstbestäubung (Nr. 807, 808, 812), wie bei Rückkreuzung mit der weißnervigen Stammform als Vater, konstant erhält, habe ich im Freien noch nicht festgestellt, aber es ist nicht einzusehen, warum sie nicht vorkommen sollte; weil schon die r-Form der var. *germanica* rötliche Nerven hat, wird die R-Form leicht übersehen werden, und man müßte

besonders auf die Stärke der Behaarung achten. Die rotnervige und ebenfalls stärker behaarte *O. muricata* von Venedig jedenfalls ist wohl auf dieselbe Weise entstanden, durch Rückkreuzung von *O.* (*muricata* × *biennis*) *rubirigida* mit *muricata* ♂. Auch der *ammophila*-Typus, der in seinem *rigens*-Komplex den Stumpfblattfaktor sp statt Sp führt (Nr. 804—806), existiert am Standort zumindest in Form keimfähiger Samen. Äußerlich ist er von der Normalform im Wildzustand sicher nicht zu unterscheiden, aber wenn er genügend lebensfähig ist — im Garten ist er kräftig, neigt aber wie andere sp-Formen besonders zu zweijähriger Entwicklung (Nr. 804) —, könnte er sich irgendwo erhalten, vielleicht sich isolieren, und dann würde die genetische Analyse eine durch kryptomeren Besitz von sp charakterisierte Lokalform an den Tag bringen. Ebenso lebt die *rubipercurva* (Nr. 813—817) bei Luckenwalde wenigstens im Samenzustand. Sie ist im Garten sehr kräftig, in der Entwicklung früher als die *ammophila*, und sie könnte wohl einmal auch im Freien als blühende Pflanze in Erscheinung treten, sogar in größerer Zahl, weil sie gut fruchtbar und bei Selbstbestäubung, in der r- wie in der R-Form, konstant ist. Der Florist würde sie wahrscheinlich als Varietät von *O. ammophila* ansprechen.

Man sieht: durch eine einzige Artkreuzung und Rückkreuzung entsteht hier eine ganze Schar wohl unterschiedener „Varietäten", die bei der besonderen gametischen Struktur der Oenotheren alle konstant sind. Die vielförmigen Populationen, die aus Nordamerika beschrieben sind, kamen und kommen wohl auf ähnliche Weise zustande, nämlich dadurch, daß die ursprünglich besser getrennten Arten seit dem Einbruch der Europäer in immer steigendem Maße durcheinandergemischt wurden und werden.

Daß in der Blütengröße abweichende, z. B. kleinblütige Formen ihre Besonderheit gelegentlich einer Kreuzung verdanken, ist wahrscheinlich. So die kleinblütige *O. rubricaulis* von Heubude (Nr. 736—738), die in Gesellschaft der *O. Bauri* wächst, und die kleinblütige *O. biennis sulfurea* von Luckenwalde (Nr. 726, 727) in der Nachbarschaft von *O. ammophila* und *albipercurva*.

Wo neue Wildformen beschrieben werden, ist das Verfahren Clelands, der nach dem Standort provisorische Namen gibt (1935), der sofortigen Schaffung neuer Arten und Varietäten, wie Gates sie handhabt (1936), sicher vorzuziehen. Wirklichen Wert hat die Beschreibung einer *Oenothera*-Form nach unseren jetzigen Erfahrungen ja erst, wenn die genetische Analyse in einem gewissen Umfang ausgeführt ist. Wenn irgendwo, dann muß bei den Oenotheren das Experiment zum selbstverständlichen Werkzeug des Systematikers werden.

## V. Mutation als Ursache der Varietätenbildung.

*O. germanica* Boed. unterscheidet sich von der typischen *O. ammophila* Focke, wie hervorgehoben, nur durch stärkere Pigmentierung, die sich besonders in der Farbe der Blattnerven und der Kelchblätter äußert. Beide Formen könnten gleichzeitig als Spaltungsprodukte eines Bastards, aber ebensogut könnte die eine aus der anderen durch Mutation entstanden sein. Eine ganz ähnliche Mutation zu stärkerer Anthokyanbildung habe ich im Garten am *rigens*-Komplex der *O. syrticola* von Ulm auftreten sehen, zufällig nicht an der *O. muricata* selber, sondern in der Kreuzung *O. syrticola* × *rubieflexa*. Der typische Bastard *rigieflexa* hat fast grüne, später leicht rotstreifige Kelche, eine Pflanze unter 84 fiel aber durch ganz rot überlaufene Kelche auf, und das Merkmal hat sich in der zweiten Generation, als Bestandteil von *rigens*, erhalten. Es handelt sich dabei wohl um eine dominante Mutation[1]); ein Farbfaktor, der von *eflectens* auf *rigens* durch crossing over übergegangen sein könnte, ist nicht bekannt. Ähnlich kann die var. *germanica* aus dem Typus der *O. ammophila* hervorgegangen sein.

Eine Verlustmutation — oder Verlust durch crossing over — könnte von der gewöhnlichen getupften *albipercurva* zu der ungetupften p-*albipercurva* geführt haben. Die p-Form gibt der P-Form an Wüchsigkeit und Fruchtbarkeit nichts nach, und auch sie kommt zwischen Luckenwalde und Jüterbog schon in Beständen von Dutzenden von Exemplaren vor. Der Systematiker wird sie als Varietät der Art *albipercurva* gelten lassen. Unter meinen Augen hat die *albipercurva* bis jetzt nie eine p-Form abgespalten.

Von der var. *sulfurea* der *O. biennis* war schon die Rede. Auch von ihr sieht man bei Jüterbog mitunter kleine Gruppen.

## VI. Heteroploide Mutanten aus Wildsamen.

Aus den Samen einer *O. biennis* vom Saalbahnhof in Jena gingen neben 62 normalen Pflanzen nicht weniger als 7 *hemigigas* und eine schmalblättrige *scintillans*-artige Pflanze hervor. *O. biennis* von Nidden brachte unter 62 Individuen eine *albida*-artige Mutante, *O. rubricaulis* von Heubude eine *oblonga*-artige Mutante unter 45 Pflanzen, eine *albipercurva* von Luckenwalde einen sehr schmalblättrigen Abweicher (Fig. 7) unter

1) Der Fall scheint ähnlich zu liegen wie bei der *mut. rubricalyx*, die Gates aus *O. rubrinervis* hat hervorgehen sehen und die ich in meiner Mitteilung über *mut. taeniata* nicht genannt habe. Es ist wohl doch nicht zu bezweifeln, daß *rubricalyx* als dominante Genmutation aufgetreten ist.

52 Pflanzen. Über *hemigigas* ist nichts zu sagen, sie wurde nicht weiter beobachtet, weil die triploiden Formen zu schlecht fruchtbar sind. Die übrigen Mutanten erwiesen sich nach dem Erbverhalten als trisom[1]) und erzeugten bei spontaner Bestäubung den trisomen Typus in großer Zahl (Nr. 729, 730). Wenn man alle diese Abweicher im Freien nicht findet, rührt das wohl davon her, daß sie zu schwach sind, um sich über den Winter bis zur Blühreife zu erhalten.

## VII. Die artspezifische Konstitution der Plastiden.

Durch Plastidenmutation bedingte Albomaculatio, wie sie im Garten in einer Häufigkeit von etwa 1 auf 2000 beobachtet wird, habe ich im Freien einmal gefunden. Ein Individuum der p-*albi-percurva* bei Jüterbog war von unten bis oben albotunicat, deshalb recht schwach, und aus den Samen gingen nur farblose Sämlinge hervor (Nr. 797); das Fehlen von Grünschecken deutet darauf hin, daß auch hier Selbstbefruchtung stattgefunden hatte.

Obwohl Plastidenmutation, die zu völligem Chlorophyllverlust führt, bei *Oenothera*, wie anderswo, recht häufig ist, erhalten sich die artspezifischen Konstitutionen der tauglichen Plastiden sehr konstant. Das hat jahrelange Beobachtung der im Garten kultivierten Sippen gezeigt, und das zeigt jetzt wieder die Tatsache, daß die Sippen von Jüterbog sich in den Plastiden ebenso verhalten wie die seit langem gezüchteten, aus anderen Gegenden Deutschlands stammenden Linien.

Die Verbindung *rubens · percurvans* wurde früher farblos gefunden, wenn sie *biennis*-Plastiden besaß, grün mit *ammophila*-Plastiden (Hoeppener u. R. 1928, S. 4 ff.). Das kommt auch in einigen neuen Versuchen zum Ausdruck. Die Kreuzung *O. biennis sulfurea* × *germanica* lieferte neben vielen grünen *albipercurva* einen weiß-grün-bunten Sämling, jedenfalls *rubens · percurvans* (Nr. 772); ausnahmsweise wird eben *rubens* auch in den Eizellen der norddeutschen *O. biennis* aktiv. Ein ebensolcher bunter Sämling erschien in der Kreuzung S s-*biennis* × R-*ammophila* (Nr. 809); der Vater stammte aus Wildsamen von *rubirigida*, als Ergebnis der spontanen Rückkreuzung mit *ammophila* ♂. Der Pollen einer *rubipercurva*, die ebenfalls aus der spontanen *rubirigida* stammte, wurde zur Bestäubung der Münchner *O. biennis* verwendet (Nr. 816). Aktiv ist in diesem Pollen nur *percurvans* (vgl. oben); außer grüner *albipercurva* entstanden, weil diese *biennis* viele *rubens*-Eizellen besitzt, 5 weiße und 11 weiß-grün-bunte Sämlinge, sicher *rubens-percurvans*, von denen 2 zu großen bunten Rosetten (davon 1 als *rubipercurva*

1) Auch Gates (1935, 1936) hat aus Wildsamen verschiedene Trisome erzogen.

blühend) heranwuchsen. Entsprechend lieferte *O. Lamarckiana* × *rubipercurva* neben viel grüner *percurvivelutina* 6 farblose und 1 weiß-grünbunten Sämling, sicher *gaudens · percurvans* (Nr. 817). In all diesen Kreuzungen hat der Pollen *ammophila*-Plastiden mitgebracht und an und für sich farblose Sämlinge stellenweise ergrünen lassen. — Auch das Ergebnis der Verbindung derselben spontanen *rubipercurva* mit *suaveolens* ♂ ist bemerkenswert (Nr. 815): es entstand nur *rubiflava* (weil *percurvans* fast nie eizellen-aktiv ist), und diese satt grün, weil mit *ammophila*-Plastiden ausgestattet. Aber während derartige *rubiflava* sonst bei einer großen Zahl der Individuen starke Scheckung mit gelbgrün zeigt, war die Buntheit nur schwach angedeutet. Das rührt davon her, daß der *rubens*-Komplex dieser *rubipercurva*, wie seine Polleninaktivität zeigt, durch Anteile von *rigens* abgeändert ist (vgl. oben S. 204).

Die *albipercurva* wird normalerweise *biennis*-Plastiden besitzen, ihr Pollen wird also die Verbindung *rubens · percurvans* nicht zum Ergrünen bringen. Das ist auch beobachtet (Nr. 793): *O. biennis*-München × p-*albipercurva* gab nur ganz farblose, nicht grünbunte (*rubipercurva*-) Sämlinge neben den grünen (*albipercurva*). Daß aber gelegentlich *albipercurva* mit *ammophila*-Plastiden als besondere „Rasse" gefunden wird, ist zu erwarten, weil auch in die *albicans*-Eizellen der *O. biennis* bei der Bestäubung mit *ammophila*-Pollen väterliche Plastiden übergehen werden, ohne sich an der Pflanze durch die Farbe abzuheben.

Bei der *rubirigida*, die auch nie Scheckung zeigt, ist ein solcher Fall der „Fälschung" der Plastiden beobachtet. Eine $F_2$-Pflanze von Jüterbog wurde mit *ammophila*-Pollen bestäubt (Nr. 802). Die Nachkommenschaft war nun nicht wie in dem oben (S. 203) geschilderten Versuch durchweg grün, sondern außer einem einzigen rein grünen Sämling, der zu einer großen *ammophila*-Rosette heranwuchs, waren alle Sämlinge gelb, und teilweise waren sie grünfleckig; nur die wenigsten konnten ausgepflanzt werden, und auch diese blieben sehr schwach. Die betreffende *rubirigida*-Pflanze hatte also *biennis*-Plastiden, mit denen die Verbindung *rigens · percurvans* = *ammophila* nicht grün wird. Weil die wilde $F_1$-Pflanze mit *ammophila*-Pollen lauter grüne Nachkommenschaft gebracht hat, muß angenommen werden, daß das in dieser Familie enthaltene $F_2$-Individuum von *rubirigida* durch Befruchtung mit *biennis*-Pollen entstanden ist, nicht durch Selbstbefruchtung. Ein genau entsprechendes Ergebnis ist früher bei der Kreuzung *O.* (*ammophila* × *Lamarckiana*) *rigilaeta* × *ammophila* gefunden worden (Hoeppener u. R., S. 7). Eine mit *biennis*-Plastiden ausgestattete

*O. ammophila* dürfen wir also nicht zu finden erwarten, weil sie zu schlecht lebensfähig ist.

## VIII. Das Zusammenleben von Artenpaaren.

Es hat sich ergeben, daß *O. biennis* so gut wie überall in Deutschland vorkommt, und daß als Begleitarten, regional geschieden, *O. syrticola*, *ammophila*, *parviflora*, *rubricaulis* auftreten. Wenn *O. biennis* sich mit einer der drei ersten Arten kreuzt, entstehen wohl unterscheidbare Mischlinge. Das Verhältnis zwischen *O. biennis* und *O. rubricaulis* ist aber derart, daß die Kreuzung jeweils die Mutterart liefert, also überhaupt nicht in Erscheinung tritt, weil die Eizellenkomplexe verschieden und die Pollenkomplexe identisch sind.

Angenommen, *O. ammophila* und *albipercurva* würden einen Standort ohne Dazwischentreten bzw. nach Ausfall der *O. biennis* besiedeln, so wäre das Verhältnis das gleiche wie zwischen *O. biennis* und *rubricaulis*; und vielleicht enthält *O. rubricaulis* in ihrem Eizellenkomplex *tingens* den Rest einer Art, die sich einmal mit *O. biennis* gemessen und dabei ihren eigenen Pollenkomplex gegen *rubens* von *O. biennis* auf dem Wege der Bastardierung hat abtreten müssen. Bei dem neuerlichen Zusammentreffen der *O. rubricaulis* mit der neu eingewanderten *O. Bauri* spielt sich ein analoger Vorgang vielleicht eben ab: der Bastard *O. (rubricaulis* × *Bauri) tinctiundata* ist bei Heubude schon recht häufig, während *O. rubricaulis* dort selten ist. Es wird interessant sein, zu verfolgen, ob das Arten- (oder Varietäten-) Paar *laxans · undans* = *O. Bauri* und *tingens · undans* = *O. Wienii* sich an der Stelle erhält.

Angenommen aber, *O. biennis* und *albipercurva* lebten nach Verdrängung der *O. ammophila* miteinander, so würden ihre Kreuzungen wieder nur die Arten hervorbringen, doch jetzt würde das Kreuzungsprodukt jeweils nach dem Vater schlagen. Aus Samen von *albipercurva* habe ich ja wirklich einmal *O. biennis* in größerer Zahl als Produkt spontaner Kreuzung mit *O. biennis* aufgezogen. Das Verhältnis ist hier das gleiche wie zwischen *O.* Ss-*biennis* und *biennis sulfurea*. Wo die beiden nebeneinander wachsen, kann *O. biennis sulfurea*, wie beobachtet, aus ihren Samen die gelbe *O. biennis* erzeugen, als fragloses Ergebnis der Bestäubung mit *biennis*-Pollen. Wo aus gelber *O.* Ss-*biennis* an einem schon *sulfurea* enthaltenden Standort die *sulfurea* hervorgeht, kann die blasse Form durch Kreuzung von gelb mit blaß ♂ ebensogut entstanden sein wie durch crossing over innerhalb der gelben Sippe. Auch das Verhältnis zwischen *O. suaveolens* und *O. biennis*, die nach

de Vries (1918; Opera Collata VII, S. 243) bei Paris nebeneinander vorkommen und sich auch bastardieren, ist jedenfalls im ökologischen Effekt sehr ähnlich. *Biennis* × *suaveolens* gibt *albicans* · *flavens* = *suaveolens*, *suavolens* × *biennis* gibt *biennis*, und daneben, sogar in größerer Zahl, die schwache, wohl im Freien kaum lebensfähige *flavirubata*. Daß der *flavens*-Komplex das Überbleibsel einer Art ist, die sich mit *O. biennis* gekreuzt und dabei ihren Eizellenkomplex eingebüßt hat, ist wahrscheinlich. — In Deutschland ist *O. suaveolens* nicht beobachtet.

*O. biennis* ist fast überall die gewöhnliche, *O. muricata* die seltenere Art; auch zwischen Jüterbog und Luckenwalde gibt es keine so ausgedehnten reinen Bestände von *O. ammophila* wie von *O. biennis*. Im Elbetal ist *O.* „*muricata*“, genauer *O. ammophila*, nach Graebner (zitiert bei Hegi, S. 873) an Stellen, die sie früher fast allein bewohnte, neuerdings durch *O. biennis* verdrängt worden. *O. biennis* ist also den Begleitarten wohl irgendwie überlegen. Vielleicht kommt dabei dem Verhalten der Bastarde mit eine gewisse Bedeutung zu. Wenn zwei Arten von sehr ähnlichen Lebensansprüchen aufeinanderstoßen, bedeutet jeder Bastard in gewissem Sinne eine Resultante aus den streitenden Artkräften. Jeder Bastard hat an beiden Elterarten Teil und kann dadurch, daß er bei Rückkreuzung in die eine oder die andere Elterart übergeführt wird, als Platzhalter bald des einen, bald des anderen Elters tätig werden. Deshalb wird die Entstehung eines Bastards sich zugunsten desjenigen Elters auswirken, der den Bastard leichter reassimiliert.

Sehen wir davon ab, daß die *albipercurva* sich sehr gut selber reproduziert und deshalb den Eltern als neue Art Konkurrenz machen kann, so vermag sie mit ihrem reichlichen Pollen die *ammophila* aushilfsweise als Pollenlieferant zu ersetzen. Aber mit ihren ebensogut entwickelten Samenanlagen gehört sie sozusagen zu *biennis*. Und ich möchte meinen, daß es so etwas wie eine „ökologische Präpotenz der Mutterart“ in diesen heterogamen Bastarden gibt, deswegen, weil der Pollen viel leichter geschädigt wird als die Samenanlagen; vielleicht findet erfolgreiche Bestäubung mit fremdem Pollen bei den sich in der Knospe selbst bestäubenden Arten von *Oenothera* vorzugsweise in solchen Blüten statt, deren Antheren verkümmert sind. Wenn das zutrifft, wäre die *albipercurva* eher ein Platzhalter der *biennis* als ein Schrittmacher der *ammophila*.

Im selben Sinne müßte dann die *rubirigida* oder, um den Anteil der Geschlechler deutlicher zu machen, die *rigirubata*, mit ihren *rigens*-Eizellen von *ammophila*, mehr für die Erhaltung der *ammophila* als

für die der *biennis* bedeuten. Aber die *rigirubata* ist als Bundesgenosse der Elterarten nicht entfernt so viel wert wie die *albipercurva*, weil sie nicht digametisch ist, sondern sich mit ihren 4 freien Chromosomenpaaren fast wie ein gewöhnlicher Artbastard verhält. Der Pollen enthält ungewöhnlich viele untaugliche Körner; tauglich ist nur annähernd reines *rubens*, die Mischkombinationen fallen alle aus, mit Ausnahme von r-*rubens*, das aber auch selten zur Wirkung kommt. Als Aktivposten für *biennis* ist sie also kaum zu zählen, aber nicht viel mehr taugt sie als Alliierter der *ammophila*, wenn auch alle gametischen Kombinationen in ihren Eizellen leben bleiben. Bei Selbstbestäubung wie bei Kreuzung mit *biennis* ♂ werden viele Samen, nämlich die R-Homozygoten, taub, und die sp-Homozygoten sind zwar im Garten lebensfähig, doch sind sie zweifellos in ihrer Vitalität geschwächt. Freilich hat gerade bei der *rubirigida* die Absaat der Wildsamen gezeigt, daß sie sich leicht mit *ammophila* ♂ rückkreuzt, aber vielleicht sind die zahlreichen Zygoten, die Mischkombinationen von *rigens* und *rubens* enthalten, doch nicht voll konkurrenzfähig, falls sie nicht isoliert werden. Bei *albipercurva* besteht diese Schwierigkeit nicht. Wird sie von *biennis*-Pollen befruchtet, so liefert sie anscheinend reine *biennis*; das einzige Chromosomenpaar der $F_1$ von *albipercurva* scheint so gut wie identische Chromosomen zu enthalten.

Auch die Verschiedenheit in der Konstitution der Plastiden fällt zu ungunsten der *ammophila* ins Gewicht. Die *albipercurva* wird allermeistens *biennis*-Plastiden besitzen, die sich in vielen Kreuzungen als sehr aktiv erwiesen haben, selten werden sich *ammophila*-Plastiden aus dem Pollenschlauch an die Stelle der mütterlichen Elemente setzen. Bei Kreuzung von *ammophila* mit *albipercurva* ♂ werden dann verhältnismäßig oft *biennis*-Plastiden in die Zygote geimpft werden, wodurch der Sämling bunt und schwach wird. Die *rubirigida* wird gewöhnlich *ammophila*-Plastiden in sich tragen, aber doch nicht gar zu selten solche von *biennis*; auf solche Fälle bin ich ja gestoßen. Wird eine mit „falschen" Plastiden ausgestattete *rubirigida* mit *ammophila*-Pollen bestäubt, so ist die Nachkommenschaft, die zu *ammophila* gehören würde, nicht lebensfähig. Sub specie saeculi betrachtet, erscheinen diese Beziehungen sicher nicht als gleichgültig, und Nutzen kann aus diesen Besonderheiten nur die *biennis* ziehen.

Stellen wir uns vor, *rubirigida* sei ein digametischer, gut fruchtbarer Bastard, der an einem gegebenen Standort, etwa infolge wiederholter Rückkreuzung mit *biennis* ♂, ganz mit *biennis*-Plastiden versehen wäre. Dann könnte sie durch Bestäubung mit *ammophila*-Pollen

so gut wie nicht mehr in *ammophila* zurückgeführt werden, und das Zahlenverhältnis würde sich immer mehr zu ungunsten von *ammophila* verschieben. Bei der Verdrängung der unbekannten Art, deren Eizellenkomplex *tingens* uns in der *O. rubricaulis* erhalten ist, könnte auch dieser Faktor mitgewirkt haben, falls *biennis* und *rubricaulis* dieselben Plastiden besitzen.

Auch *albipercurva* und *rubirigida* werden sich in einer Population, die ursprünglich nur die reinen Arten *biennis* und *ammophila* enthielt, miteinander kreuzen. Von einer Ausmalung der Wirkung können wir absehen, weil die Zahlenverhältnisse, die den Ausschlag geben müssen, nicht zu schätzen sind. Nur eine Übersicht aller möglichen Kombinationen und ihrer Produkte soll noch gegeben werden:

biennis entsteht aus: biennis × biennis, albipercurva × biennis, biennis × rigirubata, albipercurva × rigirubata;

albipercurva entsteht aus: biennis × ammophila, albipercurva × albipercurva, biennis × albipercurva, albipercurva × ammophila;

rigirubata entsteht aus: ammophila × biennis, rigirubata × rigirubata, ammophila × rigirubata, rigirubata × biennis;

ammophila entsteht aus: ammophila × ammophila, ammophila × albipercurva, rigirubata × ammophila, rigirubata × albipercurva;

rubipercurva entsteht aus: rigirubata × ammophila, rubipercurva × rubipercurva, rigirubata × albipercurva, rubipercurva × albipercurva.

Im einzelnen können wir uns von den dynamischen Verhältnissen in einer solchen stark gemischten Oenotherenpopulation kein klares Bild machen, solange wir die physiologisch-ökologischen Konstanten der Arten und der Bastarde nicht genau kennen. Aber bei gleicher Erhaltungsfähigkeit und gleicher Fruchtbarkeit zweier Arten könnte ungleiche Fruchtbarkeit der reziproken Mischlinge in dem säkularen Kampf der Arten um den Boden doch ins Gewicht fallen. Im übrigen ist ja gerade bei der *albipercurva* darauf zu achten, ob sie nur als Schrittmacher der *O. biennis* in dem angedeuteten Sinn eine Rolle spielen oder sich selbst irgendwo ein eigenes Reich schaffen wird.

## IX. Belege[1]).

Nr.

705. biennis Jena (Papiermühle) spontan: 20 biennis gelb. 1924/2a.

706. biennis Jena (aus 24/2a) × biennis sulfurea Hannover: 9 biennis sulfurea (1925/18).

707. biennis sulf. Hannover × biennis Jena (aus 24/2a): 21 b. gelb. 1925/19. Also ist biennis Jena s-albicans · S-rubens.

1) Die Nummern der Belege schließen sich an die der Mitteilung über die Mutante *taeniata* an (diese Zeitschr., Bd. 130, S. 452).

Nr.

708. biennis Jena (Papiermühle, neu gesammelt) spontan: 42 b. gelb. Krbl. 25,5 : 33—27 : 36 mm. 1935/179.
709. biennis Jena (Saalbahnhof) spontan: 63 b. normal, gelb, Krbl. 27 : 36 mm: 1 b. scintillans; 7 b. hemigigas. 1935/178.
710. biennis Stockstadt a. M. spontan: 56 b. normal, Krbl. 26 : 34—28 : 37 mm; 1 Rosette scintillansartig. 1936/179.
711. biennis Stockstadt a. M. schmälerblättrig spontan: 51 b. nicht typisch, Brakteen größer, Blütenstände lockerer, Blüten kleiner, Krbl. 22,5 : 25—27 : 30 mm. 1936/180.
712. biennis Altwasser spontan: 72 b. gelb. 1936/173.
713. biennis Jüterbog spontan: 67 b. gelb, Krbl. 26 : 35—28 : 38 mm. Stand dicht neben O. ammophila var. germanica. 1935/173.
714. biennis Luckenwalde A spontan: 66 b. gelb, Krbl. 26 : 34—28 : 37 mm. 1935/159.
715. biennis Luck. B spontan: 56 b. gelb, Krbl. 26 : 33 mm. 1935/169.
716. biennis Luck. B selbstb.: 40 b. gelb, Krbl. 25 : 32—27 : 35 mm. 1936/150.
717. biennis Zoppot alter Strand spontan: 38 b. gelb, Krbl. 26 : 33—27 : 35 mm. 1935/155.
718. biennis Zoppot Promenade spontan: 52 b. gelb, Krbl. 26 : 33—28 : 37 mm. 1935/153.
719. biennis Zoppot neuer Strand spontan: 65 b. gelb. 1935/151.
720. biennis Z. neuer Strand selbst: 20 b. gelb. 1936/122.
721. biennis Marienburg spontan: 2 b. gelb. 1935/142.
722. biennis Pillau spontan: 45 b. gelb, Krbl. 24 : 34—28 : 39 mm, ein Weißscheck darunter; 1 b. sulfurea. 1935/140.
723. biennis Nidden spontan: 62 b. gelb, Krbl. 26,5 : 34 – 28 : 36 mm; 1 b. albida. 1935/133.
724. biennis Nidden selbst: 25 b. normal, 1 b. oblonga. 1936/101.
725. biennis Nidden 2 × biennis sulfurea Luckenwalde (aus 35/170): 28 b. sulfurea. 1936/102.

---

726. biennis sulfurea Luck. A spontan: 39 b. sulf., Krbl. 24,5 : 31 mm; 1 schwacher Abweicher. 1925/170.
727. biennis sulfurea Luck. selbst: 26 b. sulf., Krbl. 24 : 29—25 : 31 mm. 1936/159.
728. biennis sulfurea Jüterbog spontan: 56 b. sulf., Krbl. 25 : 34—26,5 : 35 mm; 2 b. gelb. 1935/175.

---

729. biennis mut. scintillans (?) von Jena (aus 35/178) im Garten frei bestäubt: 84 blühende Pflanzen, etwa die Hälfte „scintillans". 1936/172.
730. biennis mut. albida (?) von Nidden (aus 35/133) im Garten frei bestäubt: 54 blühende Pflanzen, lauter „albida". 1936/103.

---

731. rubricaulis Zoppot alter Strand spontan: 63 rubricaulis, Krbl. 25 : 26 mm. 1935/156.
732. rubricaulis Zoppot alter Str. 1 selbst: 28 r. 1925/123.
733. rubricaulis Zoppot alter Str. 2 × biennis sulfurea Luckenwalde (aus 35/170): 50 rubricaulis gelb, Krbl. 22 : 22—23 : 23 mm. 1936/124.
734. rubricaulis Zoppot Promenade spontan: 59 r. 1925/154.
735. rubricaulis Zoppot neuer Str. spontan: 70 r., Krbl. 24 : 26,5—25,5 : 29 mm. 1935/152.

Nr.

736. rubricaulis Heubude Strand spontan: 45 r., Krbl. 20,5 : 20,5—22 : 22 mm; 1 oblonga-artig. 1935/143.
737. rubricaulis Heubude Strand selbst: 25 r., kleinblütig. 1936/110.
738. biennis Luckenwalde B (aus 35/164) × rubricaulis Heubude (aus 35/143): 54 biennis gelb, Krbl. 22 : 28—23 : 29 mm. 1936/111.
739. rubricaulis Heubude Wald spontan: 62 r. 1935/144.
740. rubricaulis Marienburg spontan: 66 r. 1935/141.
741. rubricaulis Pillau spontan: 47 r., Krbl. 26,5 : 26—27 : 26,5 mm. 1925/139.
742. rubricaulis Pillau (aus 35/139) × biennis sulfurea Luckenwalde (aus 35/170): 19 rubricaulis gelb. 1936/108.
743. biennis Luck. (aus 35/170) × rubricaulis Pillau (aus 35/139) : 35 biennis gelb. 1936/109.
744. rubricaulis Gaffken spontan: 64 r., Krbl. 23 : 24—24 : 27 mm. 1935/135.
745. rubricaulis Kranz spontan: 29 r., Krbl. 24,5 : 26,5—26,5 : 28 mm. 1935/136.
746. rubricaulis Kranz selbst: 28 r. 1936/105.
747. rubricaulis Kranz (aus 35/136) × biennis sulfurea Luckenwalde (aus 35/170): 46 rubricaulis, bleiben Rosetten, nur eine blüht, gelb. 1936/106.
748. rubricaulis Rossitten spontan: 66 r. 1935/134.
749. rubricaulis Rossitten selbst: 26 r. 1936/104.

---

750. ammophila Helgoland (aus 34/1) selbst: 12 a., Krbl. 16 : 16 mm. 1935/41.
751. ammophila Helg. (aus 35/41) selbst: 12 a., Blattstiele nicht rötlich. 1936/1.
752. ammophila Helg. (aus 35/41) × biennis München: 26 R-rubirigida, nicht scheckig, Krbl. 21 : 23—22 : 26 mm. 1936/97.
753. ammophila Helg. (aus 35/41) in der Knospe selbst und dazu × biennis München, eine halbe Frucht von oben bis unten gesät: 73 a., keine rubirigida. 1936/98.

---

754. ammophila var. germanica Rahnsdorf (aus 34/15) selbst: 7 germanica, Krbl. 18 : 17,5—19 : 18,5 mm. 1935/49.
755. germanica Rahnsdorf (aus 35/49) selbst: 47 g., Blattstiele rötlich. 1936/7.
756. germanica Rahnsdorf (aus 25/49) in der Knospe selbst und dazu × biennis München: 22 R-rubirigida; 1 R-rubirigida hemigigas; 36 r-germanica. 1936/100.

---

757. ammophila Luckenwalde A spontan: 42 ammophila. 1935/163.
758. ammophila Luck. B spontan: 38 a. 1936/184.
759. ammophila Luck. C spontan: 80 a. 1936/185.
760. ammophila Jüterbog A spontan: 51 a. 1935/174.
761. ammophila Jüterb. A selbst: 33 a. 1936/160.
762. biennis Luck. B (aus 35/164) × ammophila Jüterb. A (aus 35/174): 66 P-albi-percurva, Krbl. 21 : 25, 22 : 25,5 mm. 1936/161.
763. ammophila Jüterb. B spontan: 72 a., Krbl. 17,5 : 16,5—18 : 17,5 mm. 1935/176.
764. ammophila Jüterb. B 1 selbst: 33 a., Kelch schwächer gefärbt als bei 36/160. 1936/164.
765. ammophila Jüterb. B (aus 35/176) × biennis Luck. B (aus 35/164): 32 rubirigida, Kelch schwach rot angelaufen. 1936/165.
766. biennis Luck. B (aus 35/164) × ammophila Jüterb. B (aus 35/176): 68 P-albi-percurva. 1936/166.

---

Nr.

767. ammophila var. germanica Luck. A spontan: 62 germanica. 1935/158.
768. biennis Zoppot Promenade (aus 35/153) × germanica Luck. A (aus 35/158): 42 P-albipercurva, Krbl. 21 : 24—23 : 27 mm. Steht im Beet dicht neben (biennis × R-ammophila) albipercurva, 36/145, ist von dieser nicht unterscheidbar. 1936/133.
769. germanica Luck. B. spontan: 72 g. 1935/161.
770. germanica Luck. B selbst: 21 g. 1936/146.
771. germanica Luck. B (aus 35/161) 2 × biennis Luck. B (35/164): 39 rubirigida mit stark rot angelaufenen Kelchen, Krbl. 22 : 23,5—24 : 25 mm. 1936/147.
772. biennis sulfurea Luck. (aus 35/170) × germanica Luck. B (aus 35/161): 1 gelber und 1 weiß-grün-bunter Sämling sterben; 47 P-albipercurva typisch, üppig. 1936/148.
773. germanica Luck. C spontan: 46 g. 1936/181.
774. germanica Luck. D spontan: 10 g. 1936/182.
775. germanica Luck. E spontan: 66 g. 1936/183.

---

776. P-albipercurva Luckenwalde A spontan: 56 P-albip. typisch, üppig, Krbl. 24,4 : 29,5 mm. 1935/162.
777. P-albipercurva Luck. A selbst: 34 P-albip., Krbl. 21 : 24,5—22 : 25 mm. 1936/149.
778. P-albipercurva Luck. B spontan: 76 P-albip. üppig, großblütig, Krbl. 28 : 32,5 mm. 1935/165.
779. P-albipercurva Luck. B großblütig 1 selbst: 32 P-albip., Krbl. 24,5 : 29 bis 27 : 32,5 mm. 1936/151.
780. P-albipercurva Luck. B großblütig 2 × biennis sulfurea Luck. A (aus 35/170): 12 P-albip. sattgelb. Besitzt also S-albicans. 1936/152.
781. biennis sulfurea Luck. A (aus 35/170) × P-albip. großblütig (aus 35/165): 1 weißer Sämling gestorben; 58 P-albip. üppig, sattgelb. Besitzt also auch S-percurvans. , 1936/153.
782. P-albipercurva Luck. C spontan: 13 P-albip.; 24 biennis. War also mit eigenem und mit biennis-Pollen bestäubt. 1935/171.
783. P-albipercurva Luck. C selbst: 36 P-albip. üppig. 1936/162.
784. biennis (aus P-albip. Luck. C spontan, 35/171) selbst: 31 biennis typisch, Krbl. 26 : 34—27 : 35,5 mm. 1936/163.
785. P-albipercurva Jüterbog A spontan: 39 P-albip., Krbl. 22 : 26—22 : 28 mm. 1935/166.
786. P-albipercurva Jüterb. B spontan: 56 P-albip., Krbl. 22 : 26—23 : 29,5 mm. 1935/167.
787. P-albipercurva Jüterb. B selbst: 42 P. albip. üppig, Krbl. 22,5 : 26,5—23 : 29 mm. 1936/154.
788. P-albipercurva Jüterb. C spontan: 52 P-albip., Krbl. 22 : 28 mm. 1 sehr schmalblättriger Abweicher. 1935/168.

---

789. p-albipercurva Jüterbog spontan: 56 p-albip., Krbl. 20 : 25—22 : 28 mm. 1935/177.
790. p-albipercurva Jüterb. 1 selbst: 66 p-albip., sehr gleichförmig. 1936/167.
791. p-albipercurva Jüterb. × biennis sulfurea Luck. A (aus 35/170): 50 biennis sulfurea, Krbl. 27 : 32—27 : 33,5 mm. 1936/168.
792. p-albipercurva Jüterb. 2 × (biennis × Lamarck.) albivelutina $F_n$ (aus 35/57): 85 P-albivelutina, keine percurva. 1936/169.

Nr.

793. biennis München × p-albipercurva Jüterb. (aus 35/177): 68 p-albip.; 12 weiße, nicht gescheckte Sämlinge gestorben. 1936/170.

794. biennis sulfurea Luck. A (aus 35/170) × p-albipercurva Jüterb.: 63 p-albip., sattgelb; 2 weiße Sämlinge gestorben.

795. p-albipercurva Luck. A spontan: 31 p-albip. üppig; 1 gelb, gestorben. 1936/188.

796. p-albipercurva Luck. B spontan: 38 p-albip. 1936/191.

797. p-albipercurva weißmantelig von Jüterb. spontan: 62 blasse Sämlinge gestorben. 1936/192.

---

798. rubirigida. 3 wilde Rosetten bei Luckenwalde 1934 gesammelt, kommen im nächsten Jahr zum Blühen. 2 grünkelchig, also aus ammophila, 1 rotkelchig, aus germanica. 1935/295.

Die beiden grünkelchigen Pflanzen setzen bei Selbstbestäubung sehr wenig Samen an. Von beiden wird 1936 nur je eine Rosette erzogen, die nicht schießt.

799. $^{am}$rubirigida Luck. B (aus 35/295) in der Knospe selbst, und dazu × ammophila: 7 rubirigida, 4 R, 3 r; 36 ammophila, 22 r, 14 R. 1936/137.

800. $^{ge}$rubirigida Luck. (aus 35/295) selbst: 42 rubirigida rotkelchig, mehr Sp als sp, vielleicht alle R; 1 hemigigas. 1936/135.

---

801. $^{am}$rubirigida Luckenwalde A spontan: 20 R-rubirigida, mehr Sp als sp; 35 ammophila, r und R. War also mit eigenem (oder biennis-?) und mit ammophila-Pollen bestäubt. 1935/160.

802. $^{am}$rubirigida $F_2$ Sp (aus 35/160) in der Knospe selbst, dazu × ammophila Jüterbog A (aus 35/174): 45 gelbe Sämlinge bald gestorben, 8 davon etwas grünscheckig; 23 etwas kräftiger, gelbgrün, davon können 8 ausgepflanzt werden, bleiben schwache gelbgrüne Rosetten; 1 grün, kräftig, wird zu normaler ammophila. Die $F_2$-Pflanze hatte also biennis-Plastiden. 1936/138.

803. biennis Luck. B (aus 35/164) 2 × $^{am}$rubirigida $F_2$ Sp (aus 35/160): 25 R-biennis, keine r; 3 P-rubirigida hemigigas; 1 schmalblättrige Rosette. 1936/139.

804. r-ammophila feinhaarig (aus 35/160) 1 selbst: 57 r-ammophila, die meisten bleiben Rosetten, bei etwa 12 treiben Seitensprosse aus. 1936/140.

805. r-ammophila feinhaarig (aus 35/160) 1 × biennis Luck. B (aus 35/164): 37 rubirigida-Rosetten, Blätter stumpf, also sp sp. 1936/141.

806. biennis Luck. B (aus 35/164) 1 × r-ammophila feinhaarig (aus 35/160): 57 P-albipercurva, Blüten etwas kleiner als sonst, Krbl. 20 : 22,5—20 : 23,5 mm, im übrigen typisch. 1936/142.

807. R-ammophila (aus 35/160) 1 selbst: 38 R-ammophila, sehr gleichförmig, stark behaart. 1936/143.

808. R-ammophila (aus 35/160) 2 selbst: 69 R-ammophila, stark behaart.

809. biennis Luck. B (aus 35/164) 1 × R-ammophila 1 (aus 35/160): 72 r P-albipercurva üppig, Krbl. 24 : 28—25 : 29 mm; 1 weiß-grün-bunter Sämling, wohl rubens · percurvans, gestorben, 1936/145.

---

810. $^{ge}$rubirigida Luckenwalde A spontan: 8 R-rubirigida, 7 Sp, 1 sp; 6 rubipercurva, R und r; 24 germanica, r und R. 1935/157.

811. $^{ge}$rubirigida Luck. A $F_2$ Sp (aus 35/157) selbst und gleichzeitig × r-germanica (auch aus 35/157): 47 r-germanica, 22 R-germanica, 2 rubipercurva, 1 R, 1 r. 1936/126.

Nr.

812. R-germanica (aus 35/157) 1 selbst: 74 R-germanica, stark behaart. 1936/127.
813. R-rubipercurva (aus 35/157) selbst: 76 R-rubipercurva. 1936/128.
814. r-rubipercurva (aus 35/157) selbst: 67 r-rubipercurva. 1936/129.
815. r-rubipercurva (aus 35/157) × suaveolens: 118 rubiflava dunkelgrün, kaum gelbscheckig; 1 Riese. 1936/130.
816. biennis München × r-rubipercurva (aus 35/157): 38 P-albipercurva üppig, Krbl. 24 : 27,5—23 : 28 mm; 5 weiße und 9 grün-weiß-bunte Sämlinge gestorben, 2 große grün-weiß-bunte Rosetten rubipercurva, keine biennis. 1936/131.
817. r-Lamarckiana × r-rubipercurva (aus 35/157): 59 percurvivelutina blühend, etwas gelblichgrün; 6 weiße und 1 grün-weiß-bunter Sämling gestorben, gaudens · percurvans; keine rubivelutina. 1936/132.

---

818a. parviflora Altwasser A spontan: 46 parviflora; 1 Rosette mit breiteren Blättern, vielleicht p. × biennis. 1936/174.
b. parviflora Altwasser B spontan: 19 p. 1936/175.
c. parviflora Altwasser C spontan: 37 p. 1936/177.
d. parviflora Waldenburg A spontan: 19 p. 1936/176.
e. parviflora Waldenburg B spontan: 71 p. 1936/178.

---

819. Bauri Heubude A spontan: 59 Bauri. 1935/146.
820. Bauri Heub. A 1 selbst: 26 Bauri. 1936/113.
821. Bauri Heub. A 1 × biennis München: 18 rubilaxa, Krbl. 25 : 28 mm. 1936/114.
822. biennis Luck. B 1 × Bauri Heub. A: 69 albiundata, Krbl. 25 : 34 mm. 1936/115.
823. r-Lamarckiana × Bauri Heub. A: 100 undata, davon 35 laeta, Krbl. 30 : 35 mm, 1 schwach albomaculat, 65 velutina, etwas blaßgrün, teilweise mit dunkelgrüner Scheckung, Krbl. 30 : 38 mm. 1936/116.
824. Bauri Heub. B spontan: 69 Bauri. 1935/145.
825. Bauri Heub. C spontan: 72 Bauri. 1935/147.

---

826. Wienii (= rubricaulis × Bauri) Heub. A spontan: 36 Wienii. 1935/148.
827. Wienii A 1 selbst: 56 Wienii, Knospen verhältnismäßig schlank, öffnen sich lange nicht. 1936/117.
828. Wienii A 2 × biennis Luck. B (aus 35/164): 46 rubricaulis, bleiben meist Rosetten; 1 blaßgrün, niedrig, wohl heteroploid. 1936/118.
829. biennis Luck. B (aus 35/164) × Wienii A 1: 75 albiundata, Blätter wenig gedreht, Krbl. 26 : 35 mm. 1936/119.
830. Wienii Heub. B spontan: 19 Wienii. 1935/149.
831. Wienii B 1 selbst: 43 Wienii, Knospen kürzer als bei 118; 1 weißbunt. 1936/120.
832. Wienii B 2 × biennis sulfurea Jüterbog (aus 35/175): 1 rubricaulis, 1 hemigigas. 1936/121.
833. Wienii Heub. C spontan: 60 Wienii. 1935/150.

---

834. r-muricata Ulm selbst: 10 r-muricata, Kelch und Frucht fein anliegend behaart. 1926/17.
835. R-muricata Venedig selbst: 15 R-muricata, Kelch und Frucht etwas abstehend seidig behaart. 1926/18.
836. r-muricata Ulm × muricata Venedig: 16 r-muricata fein behaart, ganz wie die Mutter. 1927/24.

Nr.

837. R-muricata Venedig × r-muricata Ulm: 14 R-muricata stärker behaart, ganz wie die Mutter. 1927/25.

Also gehören die Unterschiede in der Nervenfarbe und der Behaarung dem Eizellenkomplex rigens an. Die Pollenbastarde, z. B. O. (biennis × muricata) albicurva, sind völlig gleich.

---

838. nova von Jüterbog spontan: 60 gleichförmig, wie die Mutter. Krbl. 22 : 25, 24 : 27 mm. Narben ganz zwischen den Antheren. 1935/169.

839. nova von Jüterb. 1 selbst: 23 wie die Mutter. Krbl. 24 : 27, 25 : 28, 26 : 30 mm. 1936/156.

840. nova von Jüterb. 1 (aus 35/169) × biennis sulfurea (von Hannover, aus 35/43): 61 X · rubens, biennis-ähnlich, freudig grün, Stengel spärlich getupft, Kelch grün, Krbl. gelb, 21 : 24, 21 : 25 mm. 1936/157.

841. R-biennis München × nova von Jüterb. (aus 35/169) : 56 albicans · Y, der nova ähnlich, Stengel fein getupft, Kelch grün, zottig, Krbl. 28 : 36—28 : 39 mm; 10 rubens · Y, teilweise gelbscheckig, biennis-ähnlich, Stengel fein getupft, Kelch rotstreifig, spärlich behaart, Krbl. 27 : 34 mm. 1936/158.

## X. Die Unterscheidungsmerkmale der Arten und Bastarde.

Es sollen hier keine erschöpfenden Beschreibungen gegeben, sondern nur die für die Bestimmung wesentlichen Charaktere hervorgehoben werden. Zu betonen ist, daß manche unterscheidenden Merkmale bei guter Ernährung im Garten unvergleichlich schärfer zum Ausdruck kommen als an den meist kümmerlichen Wildpflanzen.

### I. Gruppe der O. biennis, Strictae.

Stengel aufrecht, Gipfel nie überhängend. Blätter ziemlich breit. Kelchzipfelspitzen sich in der Knospe am Grund berührend, lang, dünn, gerade. Sämlinge rasch wachsend, kräftig [Fig. 13—15] [1]).

1. **O. biennis** Linné. Laub rein grün, Mittelnerven der Blätter erst farblos, dann rot. Stengel ungetupft, oben grün. Kelch grün. Kronblätter breiter als lang, etwa 25 : 35 mm messend.

var. **sulfurea** de Vries. Krone nicht sattgelb wie beim Typus, sondern weißlichgelb.

var. **leptomeres** Bartlett = var. *cruciata* de Vries. Kronblätter schmal linealisch. Zeigt oft Übergänge zum Typus.

2. **O. rubricaulis** Klebahn = *O. biennis* var. *parviflora* Aut., *O. muricata* var. *latifolia* Ascherson. Laub bläulichgrün, Blattnerven rot. Stengel und Fruchtknoten kräftig rot getupft, junge Blütenstandsachsen purpurn. Kelch grün. Kronblätter fast so lang wie breit, etwa 24 : 25 mm groß, sattgelb. Früchte eine Zeitlang mit roten Streifen.

3. **O. Bauri** Boedijn. Blätter wellig, gedreht, rotnervig. Stengel und Fruchtknoten fein rot getupft, junge Blütenstandsachsen hellrot. Kelch anliegend behaart, erst grün, später immer stärker rotstreifig. Blüten oft geschlossen bleibend. Kronblätter bei guter Ausbildung etwa 20 mm lang und breit, sattgelb.

4. **O. nova von Jüterbog.** Blätter ziemlich schmal, weich behaart. Stengel fein rotgetupft, oben etwas rötlich. Kelch dicht anliegend behaart, grün, zuletzt etwas rötlich. Kronblätter 24—26 mm lang, 27—30 mm breit, hellgelb. Früchte groß, tief gefurcht.

---

1) Etwas ältere Keimpflanzen von *O. biennis*, *muricata* und beiden Bastarden bildet Davis (1914, S. 171) ab.

5. **O. Lamarckiana** de Vries. (= *O. grandiflora* Aiton, *O. biennis* subsp. *suaveolens* Rouy et Camus nach Hegi.) Untere Blätter bucklig, Mittelnerven meist farblos. Stengel rotgetupft. Kelch mit breiten braunroten Streifen. Kronblätter etwa 50 : 60 mm groß. Griffel sehr lang, Narben weit über den Antheren.

Fig. 13. *O. biennis* von Luckenwalde, zweite Generation, 1936/163. Sämlinge 5 Wochen alt, am 4. April aufgenommen, wie bei den folgenden. Der Maßstab gibt 3 cm an.

Fig. 14. *O. rubricaulis* von Pillau, zweite Generation. 1936/107.

Fig. 15. *O. Bauri* von Danzig, zweite Generation. 1936/113. Der kleine Sämling, wohl Mutante, blieb zurück und wurde nicht ausgepflanzt.

6. **O. nova von Zinna.** Blätter glatt, schmäler als bei voriger. Stengel rotgetupft. Kelch fast ziegelrot, Knospen plumper, kleiner. Griffel kurz. Zähne des Krönchens an der Frucht ungewöhnlich lang.

## II. Gruppe der O. muricata, Cernuae.

Gipfel zur Blütezeit ± überhängend. Blätter ziemlich schmal. Kelchzipfelspitzen in der Knospe am Grund ± voneinander entfernt. Sämlinge langsam wachsend, zierlich, Kotyledonen auf jeder Seite mit einem Zähnchen unter der Mitte (Fig. 16—18).

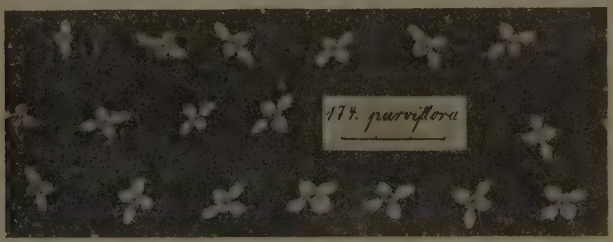



Fig. 16. *O. parviflora* von Waldenburg i. Schlesien, erste Generation aus Wildsamen. 1936/174.

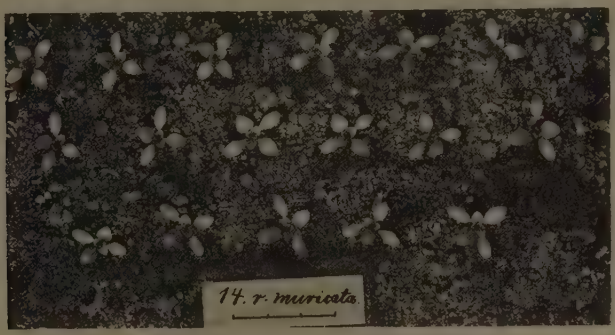



Fig. 17. *O. muricata* von Ulm. 1936/14.

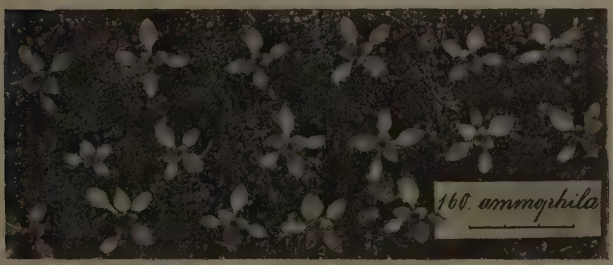



Fig. 18. *O. ammophila* von Jüterbog, zweite Generation. 1936/160.

7. **O. parviflora** Linné = *O. pachycarpa* Renner bei Rudloff. Laub bläulichgrün, fast kahl, Blattnerven hellrot, junge Laubblätter und Brakteen schmal rotgesäumt, „marginat", Rosettenblätter spatelig. Stengel unten dunkelrot, oben grün, erst spät

im Jahr mit feinen hellroten Tupfen, vorher ungetupft. Gipfel kurze Zeit und sehr schwach übergeneigt. Blütenstände sehr dicht. Kelch grün, im Herbst rot angelaufen, Kelchzipfelspitzen entfernt, spreizend. Kronblätter 11 : 11 mm groß. Früchte dick, Krönchen ziemlich lang, die vier Zähne in der Mitte ± deutlich eingekerbt.

8. **O. muricata** Linné? = *O. syrticola* Bartlett. Laub bläulichgrün, weichhaarig, Blattnerven farblos, Ränder der jungen Laubblätter und Brakteen rot. Stengel und Fruchtknoten rot getupft. Blütenstände dicht, Gipfel längere Zeit stark übergeneigt, junge Infloreszenzachsen rot. Kelch erst grün, dann schwach rot angelaufen, im Herbst stärker rot, fein anliegend behaart, Zipfelspitzen etwas entfernt, kurz. Kronblätter 13 mm lang und breit. Früchte ziemlich dick, vor der Reife rotstreifig.

var. **rhodoneura** (nomen novum) = *O. muricata Venedig* Renner. Blattnerven rot. Behaarung an allen Teilen stärker. Kelch stärker rot angelaufen. Kronblätter 15 mm lang und breit.

9. **O. ammophila** Focke. Laub bläulichgrün, behaart, Blattnerven farblos, Blattränder nicht rot. Stengel schräg aufsteigend, manchmal niederliegend, grob behaart, stark rotgetupft, später mit größeren roten Warzen. Blütenstände dicht, ein langes Stück der blühenden Gipfel lange Zeit bogig abwärts gekrümmt. Kelch erst grün, dann rot überlaufen, behaart, spärlich rotgetupft, Zipfelspitzen schlanker, geschweift. Kronblätter 16 mm lang und breit. Früchte lang, rotstreifig, oft rotwarzig, Krönchen durch einen stumpfen Narbenwulst ersetzt.

var. **rhodoneura.** Blattnerven rot. Behaarung an allen Teilen stärker.

var. **germanica** Boedijn (als Art). Blattnerven rötlich. Kelch stark rotbraun überlaufen. Kronblätter 18 mm lang und breit. — subvar. **rhodoneura.** Blattnerven tiefrot. Kelch besonders tief gefärbt. Behaarung an allen Teilen stärker.

10. **O. atrovirens** Bartlett = *O. cruciata* de Vries. Laub sehr dunkel grün, marginat, Nerven rot. Stengel unten braunrot, oben mitunter wegen der Margination fein getupft, kurze Zeit und schwach nickend. Knospen dünn, Kelch grün, Zipfelspitzen dünn. Kronblätter schmal lineal, sepaloid, hellgelb. Ist vielleicht die bei Wünsche-Abromeit u. a. für Posen angegebene *O. cruciata* Tow., weil dort auch der Bastard *O. rubiennis* de Vries[1]) = *O.* (*atrovirens* × *biennis*) *rubipicta* vorkommen soll.

## III. Hybridae Strictae.

Charaktere der *Strictae*. Auch die Sämlinge kräftig (Fig. 19).

*O. biennis* × *rubricaulis* = *O. biennis*, Stengel ungetupft.

*O. rubricaulis* × *biennis* = *rubricaulis*, Stengel grob getupft.

*O. rubricaulis* × *Bauri* (*O. Wienii*). Von *O. Bauri* durch die grünen, nicht rotstreifigen Kelche unterschieden. Die Blüten bleiben oft geschlossen. Stengel fein getupft. Heubude bei Danzig.

*O. biennis* × *Bauri* dürfte noch gefunden werden. Der *O. Wienii* sehr ähnlich, aber die Blüten sich normal öffnend, größer (Krbl. 26 : 35 mm), Blätter kaum gedreht. Stengel fein getupft.

*O. Bauri* × *biennis* und (nicht unterscheidbar) *O. Bauri* × *rubricaulis* dürften noch gefunden werden. Der *O. Bauri* ähnlich, doch stärker, Blätter sehr breit, tief rotnervig, Kelch erst grün, später mit rotbraunen Streifen. Stengel fein getupft.

*O. muricata* (s. *latiore*) × *biennis* = *O. rubirigida*. Der *O. rubricaulis* ähnlich, doch die Blätter schmäler, die Stengel oben weniger stark rotgefärbt, die Tupfen

1) de Vries 1913, S. 78.

weniger grob, die Früchte kleiner. Wenn *O. syrticola* oder *O. ammophila* Mutter ist, sind die Kelche fast grün, ist *O. ammophila* var. *germanica* die Mutter, sind sie braunrot angelaufen. Freiburg i. Br., Ulm, Luckenwalde—Jüterbog.

Wo *O. Lamarckiana* mit *O. biennis* zusammentrifft, dürften die Bastarde gefunden werden. Es sind drei:

*O.* (*biennis* × *Lamarckiana*) *albilaeta.* Stengel ungetupft, Blätter breit, meist weißnervig, Kelche grün. Sieht wie eine vergrößerte *biennis* aus.

Fig. 19. *O. ammophila:* die drei kleineren, mit + bezeichneten Sämlinge; und *O.* (*ammophila* × *biennis*) *rubirigida:* die größeren. Aus gemischter Bestäubung einer *O. ammophila* von Jüterbog. 1936/165.

*O.* (*biennis* × *Lamarckiana*) *albivelutina.* Stengel getupft, Blätter schmäler, meist weißnervig, Kelche zottig, schwach rot angelaufen.

*O.* (*Lamarckiana* × *biennis*) *rubivelutina.* Stengel getupft, Blätter sehr bucklig, tief rotnervig, Kelche mit breiten rotbraunen Streifen. Sieht wie eine kleinblütige, kurzgrifflige *Lamarckiana* aus.

*O.* (*atrovirens* × *biennis*) *rubipicta* (= *rubiennis* de Vries). Laub sehr dunkel grün, tief rotnervig. Stengel braunrot, nicht getupft. Kelch grün. Kronblätter bald normal, tiefgelb, bald sepaloid, wie bei *atrovirens*, bald intermediär. Für Posen angegeben[1]).

*O.* (*parviflora* × *biennis*) *rubiaucta.* Der *O. biennis* ähnlich. Blattnerven rot, Stengel ungetupft, Kelch grün. Könnte noch gefunden werden.

## IV. Hybridae Cernuae.

Charaktere der *Cernuae.* Auch die Sämlinge zierlich. Die der *albipercurva* (Fig. 20) können nicht als typisch gelten, weil sie luxurieren.

*O.* (*biennis* × *syrticola*) *albicurva.* Der *O. syrticola* sehr ähnlich, stark nickend, das Laub marginat, doch hellgrün, die Stengel ungetupft. Von Freiburg i. Br. bekannt.

*O.* (*biennis* × *parviflora*) *albisubcurva.* Marginat, ungetupft, schwach nickend.

*O.* (*biennis* × *ammophila*) *albipercurva.* Hoch, sehr stark nickend, Stengel grob getupft, sogar die grünen Kelche mit leuchtend roten Tupfen, das Laub nicht marginat. Ob *O. ammophila typica*, oder var. *germanica*, oder var. *rhodoneura* Vater

1) Wünsche-Abromeit, 12. Aufl., S. 446. „*O. rubiennis* de Vries = *O. cruciata* × *muricata.*" Statt *muricata* ist *biennis* zu lesen.

ist, macht keinen Unterschied. Luckenwalde-Jüterbog. Im Berliner Herbarium liegt ein fragloses Stück von der Düne von Helgoland, 1899 von A. Ascherson gesammelt.

Fig. 20. *O.* (*biennis* × *ammophila*) *albipercurva* großblütig von Luckenwalde, zweite Generation. 1936/151.

*O. albipercurva impunctata.* Herkunft unsicher. Von der vorigen nur durch das Fehlen der Tupfen unterschieden. Luckenwalde-Jüterbog.

*O.* (*biennis* × *atrovirens*) *albiflexa.* Der *albicurva* sehr ähnlich, hellgrün, marginat, nicht getupft. Könnte noch gefunden werden.

Wo *O. parviflora* sich mit *O. syrticola* oder mit *O. ammophila* kreuzt, werden die Bastarde schwer als solche zu erkennen sein. Zu den *Cernuae* werden sie immer gehören.

## Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

*Oenothera biennis* L. ist überall in Deutschland sehr gleichförmig, von Oberbayern bis zur Kurischen Nehrung.

Was in den deutschen Floren als *O. muricata* L. bezeichnet wird, ist an Rhein und Donau *O. syrticola* Bartlett, an der Elbe und auf den nordfriesischen Inseln *O. ammophila* Focke (mit der var. *germanica* Boedijn). Ob *O. parviflora* L. (= *O. pachycarpa* Renner bei Rudloff), die in Schlesien sicher vorkommt und wahrscheinlich auch bei Freiburg i. Br. und bei Berlin gesammelt ist, ebenfalls ein größeres geschlossenes Verbreitungsgebiet hat, ist noch nicht bekannt.

*O. biennis* var. *parviflora* Aut. (*O. muricata* var. *latifolia* Ascherson), von der Weichsel bis zur Memel (und sonst sporadisch), ist soviel wie *O. rubricaulis* Klebahn.

Am Strand von Heubude bei Danzig ist eine weitere heterogame Art in reinen Beständen aufgetreten, die mit *O. Bauri* Boedijn identisch ist; nach einem Herbarfund scheint sie seit lange am Oberlauf der Weichsel vorzukommen. Ihre Komplexe sind *laxans* und *undans* genannt worden.

Die stellenweise eingebürgerte *O. grandiflora* Aiton der deutschen Floren ist wohl meistens mit *O. Lamarckiana* de Vries identisch.

Die stark verschiedenen reziproken Bastarde zwischen *O. biennis* und *O. „muricata"* kommen spontan beide vor. An der Bahnstrecke zwischen Luckenwalde und Jüterbog (südlich von Berlin) sind gemischte Populationen von *O. biennis*, *ammophila* und *ammophila* var. *germanica* 3 Jahre lang beobachtet worden. Der Bastard *O. (ammophila × biennis) rubirigida* ist nicht häufig, schlecht fruchtbar und schlägt durch Rückkreuzung mit *O. ammophila* als Vater leicht wieder auf diese Art zurück. Der reziproke Mischling *O. (biennis × ammophila) albipercurva* ist sehr kräftig, sehr fruchtbar, ganz konstant, bildet am Standort schon größere Bestände und scheint im Begriff, zu einer neuen Art zu werden. Eine „Varietät" der *O. albipercurva*, ohne die starken Stengeltupfen, ist bei Luckenwalde fast so häufig wie die typische; ob sie aus dieser durch Mutation hervorgegangen ist, ist unklar.

Auch die *O. Bauri* hat bei Danzig mit *O. rubricaulis* ♀ schon einen Bastard gebildet (*O. Wienii*, *tingens · undans*), der sich gut reproduziert und wie eine Varietät der *O. Bauri* erscheint.

Varietäten, die sich in der Nervenfarbe oder in der Blütengröße von der Normalform unterscheiden, sind wohl oft Kreuzungsprodukte.

Die artspezifische Konstitution der Plastiden kann auch in der freien Natur bei der Erzeugung von Bastarden eine hemmende Rolle spielen.

Es wird erörtert, wie die verschiedene Vitalität der reziproken Bastarde bei der Auseinandersetzung zwischen zwei heterogamen Arten wirksam werden kann.

## Literatur.

Abromeit, J., Die Pflanzen Deutschlands. 11. u. 12. Aufl. der gleichnamigen Flora von O. Wünsche. Leipzig u. Berlin 1924, 1928. — Ascherson, P., Flora der Provinz Brandenburg. Berlin 1864. — Ders., und P. Graebner, Flora des Norddeutschen Flachlandes. Berlin 1898–1899. — Boedijn, K., Die systematische Gruppierung der Arten von Oenothera. Zschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre **32**, 354—362 (1924). — Ders., Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei Oenothera Lamarckiana. Rec. Trav. Bot. Néerland. **22**, 173—261 (1925). — Cleland, R. E., Cyto-taxonomic studies on certain Oenotheras from California. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia **75**, 339—429 (1935). — Davis, B. M., Genetical studies on Oenothera. V. Some reciprocal crosses of Oenothera. Zschr. Abst. u. Vererbungslehre **12**, 169–205 (1914). — Gates, R. R., Genetical and taxonomic investigations in the genus Oenothera. Philos. Trans. Royal Soc. London, Ser. B., **226**, 239—355 (1936). — Ders. and D. G. Catcheside, Gamolysis of various new Oenotheras. Jour. of. Genet. **26**, 143—178 (1932). — Ders. and Nandi, H. K., The cytology of trisomic mutations

in a wild species of Oenothera. Philos. Trans. Royal Soc. London, Ser. B, **225,** 227 bis 254 (1935). — Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteldeutschland. V. Band, 2. Teil, München o. J. — Hoeppener, E. und Renner, O., Genetische und zytologische Oenotherenstudien. 1. Zur Kenntnis der Oe. ammophila Focke. Zschr. Abst. und Vererbungslehre **49,** 1—25 (1928). — Klebahn, H., Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Oenotheren aus der Lüneburger Heide. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalten **31,** 3. Beiheft, 1—64 (1914). — Ders., Weitere Beobachtungen über Oenotheren aus Nordwestdeutschland. Zschr. Abst. u. Vererbungslehre **39,** 8—30 (1925). — MacDougal, D. T., Vail, A. M., Shull, G. H., Mutations, variations, and relationships of the Oenotheras. Carnegie Institution Wash., Publ. No. 81 (1907). — Renner, O., Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zschr. Abst. u. Vererbungslehre **18,** 121—294 (1917). — Ders., Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biolog. Zentralbl. **44,** 309—336 (1924). — Ders., Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Önotheren. Bibliotheca Genet. Heft 9. Berlin 1925. — Ders., Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. Flora **127,** 215 bis 250 (1933). — Rudloff, K. F., Zur Kenntnis der Oenothera purpurata Kleb. und O. rubricaulis Kleb. Zschr. Abst. und Vererbungslehre **52,** 191—235 (1929). — Rudloff, C. F., Oenothera pachycarpa Renner. Genetische und cytologische Untersuchungen. Gartenbauwissenschaft **3,** 499—526 (1930). — Vollmann, F., Flora von Bayern. Stuttgart 1914. — Vries, H. de, Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913. — Wein, K., Nordamerikanische Oenothera-Arten als Gartenpflanzen und Epökophyten in Europa während des 17. und 18. Jahrhunderts. Beih. z. Bot. Cbl., Abt. B, **55,** 419—543 (1936).

# Vorarbeiten zu einer Saprolegniaceenflora von Marburg[1].

Von **Wolfram Richter.**

Mit 18 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.)

## I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit vom 1. April 1935 bis 1. April 1936 auf Anregung von Herrn Prof. Dr. Claußen im Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn ausgeführt. Sie hat lediglich orientierenden Charakter und kann auf Vollständigkeit um so weniger Anspruch erheben, als die mir zur Verfügung stehende Zeit, die voll ausgenutzt wurde, mehr ins einzelne gehende Untersuchungen nicht erlaubte.

Zu Dank verpflichtet bin ich Frl. Dr. Wenderoth, Frl. Dr. Linnemann und Herrn Dozenten Dr. Döpp für Überlassung und Zusendung von Material, insbesondere aber meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Claußen, für seine ständige Hilfe und Anteilnahme an meiner Arbeit.

## II. Allgemeiner Teil.

Bei Bekanntwerden der ersten Vertreter der Saprolegniaceae und ihrer Verwandten hatte es zunächst den Anschein, als ob diese Pilze nur eine beschränkte Verbreitung besäßen. In den letzten Jahrzehnten ist aber durch planmäßige, systematische Untersuchungen der Beweis ihres häufigen Vorkommens erbracht worden. Da die Saprolegniaceae, abgesehen von einigen wenigen parasitischen Arten, typische, keine spezifischen Ernährungsansprüche stellende Saprophyten sind, findet man sie überall, wo genügend Feuchtigkeit, Sauerstoff und organisches Material zur Verfügung stehen, so in allen Wasseransammlungen, Brunnen und Wasserleitungen, aber auch in den oberen Schichten der feuchten Erde. Vor 10 Jahren gelang es Harvey mit Hilfe eines besonderen Verfahrens die ersten Saprolegniaceae im Boden nachzuweisen. Seit dieser Zeit konnten durch die Arbeiten amerikanischer Botaniker den Wasser besiedelnden Saprolegniaceen-Species auch einige typische

1) Erschienen als Dissertation der Universität Marburg a. d. Lahn.

terrestrische Arten hinzugefügt werden. Auf die weite Verbreitung der Angehörigen dieser Pflanzengruppe muß bei Fragen nach ihrem Standort und nach ihrem Vorkommen selbstverständlich Rücksicht genommen werden, und alle Gefäße und Materialien, die zum Sammeln und Kultivieren der Formen dienen sollen, müssen sterilisiert werden.

Man kann bei dem Einsammeln von Saprolegniaceen verschieden verfahren:

1. Es werden in Glasgefäßen (Reagenzgläsern und Petrischalen) oder in Blechbehältern (Zigarettenschachteln), die durch kurzes Erhitzen auf 130° entkeimt werden, Wasser und Materialien zusammengetragen. Es empfiehlt sich, zur Frischerhaltung des gesammelten Materials nicht feuchtes Fließpapier den Gefäßen beizugeben, sondern Laubblätter. Diese sorgen durch ihre ständige Transpiration für Aufrechterhaltung der nötigen Feuchtigkeit. Da sowohl pflanzliche als auch tierische Substrate, wie im Wasser liegende Insekten- und andere Tierleichen, Laich von Fischen und Amphibien von Saprolegniaceen besiedelt werden, findet man zumeist genügend geeignete Substanzen vor. Besonders stark sind neben Früchten tote Holzteile von Wasserpilzen bewachsen. Die einzelnen Hölzer verhalten sich aber durchaus verschieden. Einige, wie z. B. Erle und in geringerem Grade auch Zitterpappel, waren fast immer reich an Saprolegniaceen, während z. B. Weidenholz nur einen geringen oder häufig auch gar keinen Befall zeigte, dafür aber um so mehr von anderen Mikroben besiedelt war. Immer ist beim Einsammeln von Holzstücken darauf zu achten, daß diese nicht zu stark zersetzt sind, da offensichtlich die Wasserpilze die nach dem Auslaugen der löslichen Kohlehydrate und Proteine übrigbleibenden Holzstoffe nicht mehr anzugreifen vermögen.

2. In vielen Fällen bewährt sich das Ködern der Formen an Ort und Stelle. Man legt zu diesem Zwecke in zuvor keimfrei gemachten Gefäßen, die mit einem Bindfaden an Pflöcken oder Zweigen befestigt werden, Materialien wie sterilisierte Ameisenpuppen, abgekochte Hanfsamen, Rosenfrüchte (Hagebutten), Pflaumen-, Kirschenfrüchte, Erlenholz u. dgl. aus. Ich verwandte entweder 5—6 cm lange und $1^1/_2$ cm weite Glasröhrchen, die durch einen größeren Korken schwimmfähig gehalten wurden, oder 10×10×3 cm - Holzrahmen. Beide Behälter wurden unten mit Müllergaze bespannt. Man findet so in jedem nicht zu sehr verunreinigten Wasser Saprolegniaceae. Die ausgelegten Köder sind, abgesehen von den Hölzern, deren Besiedlung länger dauert, nach einigen Tagen, oft schon nach 24 Stunden von einem deutlichen Hyphenkranz umgeben.

3. Um Erde auf ihren Gehalt an Saprolegniaceen zu untersuchen, bedient man sich seit 1925 des Verfahrens von Harvey. Die in sterilisierten Glasröhrchen gesammelte Erde (10—20 ccm) wird in größeren Petrischalen (Durchmesser 7 und 10 cm) möglichst flach ausgebreitet und mit entkeimtem Wasser so hoch bedeckt, daß das Wasser noch 1—2 mm über dem Substrat steht. Dann werden die auch sonst zum Fangen und Kultivieren benutzten Köder zugesetzt, die, wenn Saprolegniaceen in der Erde vorhanden sind, meist innerhalb einer Woche bewachsen werden.

Die gesammelten Materialien werden im Laboratorium mit abgekochtem (keimfreiem) Wasser gesäubert und möglichst von den anhaftenden Schmutzteilen und Tieren, wie Nematoden und Insektenlarven, befreit. Auf die Entfernung der letzteren ist besonders zu achten, da sie zum Teil den Saprolegniaceenhyphen stark nachstellen, oder durch ihre Absonderungen, wohl durch Änderung der Wasserstoffionenkonzentration, stark schädlich sind. Die Mycelien kränkeln meist unter Verfärbung und gehen schließlich zugrunde.

Die gesäuberten Materialien werden sodann in größeren Petrischalen ausgelegt, und, um den Luftzutritt möglichst wenig zu behindern, nur mit wenig Wasser bedeckt. Es empfiehlt sich nach meinen Erfahrungen, die Rohkulturen lange aufzubewahren, da häufig noch nach Monaten neue Formen auftreten. Dieser Umstand ist wohl auf die Keimung im Substrat liegender, schwer austreibender Oosporen oder Gemmen zurückzuführen. Um die Fäulnis möglichst hintanzuhalten, ist es nötig, die Petrischalen jeweils nur mit wenig Materialproben zu beschicken und das Wasser häufig zu erneuern. Den angesetzten Rohkulturen werden dann einige Köder zugefügt. Als solche bewährten sich neben Ameisenpuppen, die durch Erhitzen auf etwas über 100° im Autoklaven sterilisiert waren, etwa 10—15 Minuten hindurch abgekochte Samen, insbesondere Hanfsamen oder Stücke von solchen. Die ausgelegten Materialproben und die Köder, die meist sehr schnell bewachsen und dann in neue Petrischalen übertragen werden, wurden fortlaufend mit dem Präpariermikroskop kontrolliert. Nur in einigen wenigen Fällen waren die Substrate von einer einzigen Form besiedelt oder enthielten Species mit so charakteristischen Merkmalen — wie z. B. *Pythiopsis cymosa*, daß eine Bestimmung möglich war. Meist jedoch mußten Reinkulturen angelegt werden:

Selten gelang es, mit einer sterilen Pipette vor der Sporenentleerung stehende, reife Sporangien, die vorher in einem Tropfen Wasser auf dem Objektträger gründlich gereinigt wurden, in Petrischalen mit

Wasser und Ködern zu überführen. Meist wurden mit ausgeglühten feinen Nadeln gereinigte Hyphenteile, ruhende Zoosporen, Gemmen, Oogonien oder deren Anlagen auf Agarböden übertragen. Als solche dienten mir 1. der häufig zur Pilzkultur verwandte Fleischextraktagar: 20 g 24 Stunden gewässerter Agar-Agar und 20 g Fleischextrakt wurden mit 1 Liter Leitungswasser zusammen gekocht. Nach Verflüssigung des Agars wurden zur Ergänzung des verkochten Wassers etwa 150 ccm $H_2O$ zugefügt und vor der Saugpumpe durch ein mit heißem Wasser angefeuchtetes Wattefilter ein- oder zweimal filtriert. Der flüssige Agar-Agar wurde in $^1/_4$-Literflaschen gefüllt und nach ein- oder zweimaliger Sterilisation im Dampftopf in keimfreie Petrischalen in möglichst dünner Schicht (1—3 mm) ausgegossen.

Die Mycelien wachsen auf einem derartigen Boden sehr gut. Er hat aber den Nachteil, daß sich, insbesondere während der warmen Sommermonate, die Bakterienflora sehr üppig entwickelt. Man kann den Bakterienwuchs einigermaßen dadurch eindämmen, daß man die letzten Hyphenspitzen durch schmale Gräben, die man durch Ausheben von Agarstreifen hergestellt hat, wachsen läßt. Sie werden dadurch von anhaftenden Bakterien befreit.

Besonders gute Dienste leistete mir 2. der von Höhnk (l. c. S. 211) angegebene Nährboden. 6—7,5 g Agar und ebensoviel Carrageen werden gewässert und in 1 Liter Wasser gekocht. Dem filtrierten Schleimmittel werden zugefügt: 0,5 g Traubenzucker und 0,05 g Zitronensäure, die in 150 ccm Wasser aufgelöst sind, und 20 ccm einer Lösung, die auf 400 ccm Wasser 2 g $KH_2PO_4$, 0,1 g $(NH_4)NO_3$, 0,1 g $(NH_4)_2SO_4$ und 0,1 g $MgSO_4$ enthält.

Abgesehen von gelegentlichem Schimmelpilzbefall traten Verunreinigungen, vor allen Dingen die so lästige Bakterienentwicklung, niemals auf. Die überimpften Formen wuchsen sehr kräftig und brachten fast immer Gametangien hervor, in vielen Fällen, insbesondere wenn etwas weniger Schleimmittel genommen wurden, auch Sporangien und Sporen.

Nachdem die Mycelien auf den Nährböden kräftig genug geworden sind, sticht man unter dem Präpariermikroskop ein kleines Randstück mit einem dünnen, zuvor in der Flamme sterilisierten Skalpell aus, und überträgt in sterile Petrischalen, die mit Wasser und Ködern beschickt wurden.

Es empfiehlt sich, bei wenig Bewuchs des Agarblöckchens die Köder vorsichtig in das übertragene Material hineinzudrücken. Man kann so schnell Reinkulturen in der gewünschten Menge erhalten.

Will man die Reinkulturen längere Zeit aufbewahren, so muß man sie kühl stellen, am besten bei 16—18°. Man kann sie entweder in den Agarböden lassen und von Zeit zu Zeit in neue Schalen überimpfen, oder man bewahrt die reinen Mycelien unter häufiger Erneuerung des Wassers in Petrischalen oder Reagenzgläsern, die mit einem Wattebausch verschlossen und, um die Luftzufuhr nicht zu behindern, mit wenig Wasser bedeckt werden. Die Kulturen müssen wegen der Austrocknungsgefahr, besonders im Sommer, häufiger kontrolliert werden.

Gelegentlich wurde von mir beobachtet, daß bei ständiger Verwendung einer und derselben Köderart eine gewisse Müdigkeit und ein Nachlassen in der Wüchsigkeit der Formen eintrat. Es empfiehlt sich in solchen Fällen, häufiger mit der Art der Nahrungssubstrate zu wechseln.

Auf diese Weise wurden Substrate von 280 Fundstellen untersucht, die während des ganzen Jahres, einschließlich der Ferien, besonders im Frühling und Herbst gesammelt waren. Neben Marburg und seiner näheren Umgebung wurden von mir vor allem die alte Lahn bei Lollar, Christenberg und Münchhausen, Caldern und Brungershausen und das Gebiet der Wohra bei Halsdorf und Liescheid berücksichtigt.

Durch unrichtige Behandlung von Kulturen, die vor allem Formen der Gruppe der *Saprolegnia monoica* und *dioica* enthielten und wegen der Schwierigkeiten in der Bestimmung von mir einstweilen zurückgestellt waren, gingen mir insgesamt 51 nicht bestimmte Reinkulturen teils durch Bakterienbefall, teils durch Austrocknen verloren. Die Pflanzen waren während der Sommermonate aus dem Marburger Bezirk zusammengetragen worden. Die Gattung *Saprolegnia*, die fast in allen Habitaten angetroffen wurde, ist daher in unserem Gebiet sicherlich mit mehr Species vertreten, als aus der Fundliste hervorgeht.

Bestimmt wurde nach: Coker: „The Saprolegniaceae with notes on other water molds“ 1923 (Co) und M. v. Minden: „IV. Reihe: Saprolegniineae“ in Bd. V der „Kryptogamenflora der Mark Brandenburg“ 1915 (Mi).

Um mir die Beschreibung und Untersuchung der Formen zu erleichtern, stellte ich nach den in den beiden Werken hauptsächlich berücksichtigten Daten und auf Grund eigener Beobachtungen folgendes Schema zur morphologischen Untersuchung der Saprolegniaceae zusammen:

A. Hyphensystem: 1. Größe. 2. Beständigkeit, leicht oder schwer vergänglich. 3. Durchmesser der Haupthyphen und der Hyphenzweige.

4. Form: kräftig, abstehend, oder zierlich schlaff; am Ende abgerundet oder am Ende zugespitzt.

B. Einzelhyphen: 1. Verzweigung: verzweigt oder nicht verzweigt. Verzweigung normal oder nicht normal, mit unregelmäßigen, abnorm aussehenden Papillen. Wenn normal: Seitenachsen büschelig gedrängt oder nicht büschelig gedrängt. Hauptachsen von gleicher Form wie die Seitenachsen, oder nicht von gleicher Form; monströs mit oder ohne Rhizoiden. 2. Gliederung: nicht in Segmente gegliedert, oder in Segmente gegliedert; Segmente gestreckt, zylindrisch, oder kurz, rosenkranzartig; Breite und Länge der Segmente in $\mu$. 3. Farbe. 4. Inhalt: Fett, Plasma, Cellulinkörner; Anzahl und Lage der Cellulinkörner im Segment.

C. Zoosporangium: 1. Größe in $\mu$; Verhältnis der Länge zur Breite: breiter oder nicht breiter als die Hyphen. 2. Form: kugelförmig, spindelförmig-langfadenförmig, eiförmig-ellipsoidisch oder birnförmig. 3. Stellung: terminal oder interkalar, einzeln oder in Reihen hintereinander. 4. Wand: mit oder ohne Tüpfelung, mit Stacheln versehen oder glatt, oder beide Formen nebeneinander. 5. Öffnung des Zoosporangiums: durch spitzen-, basis- oder seitenständige Entleerungspapillen, oder durch Zerbrechen der Wand, oder Öffnung unterbleibt. 6. Erneuerung: durch Übergipfelung oder Durchwachsung oder beides. 7. Lage der Zoosporen: nebeneinander zu mehreren, oder in einer Reihe.

D. Zoosporen: 1. Größe in $\mu$. 2. Form: von einerlei Gestalt, oder von verschiedener Form (große und kleine Zoosporen); Anzahl und Stellung der Geißeln. 3. Beweglichkeit: die Zoosporen treten alle aus einer gemeinsamen Öffnung aus, oder werden durch Zerfall der Wandung frei, oder schwärmen nicht, sondern keimen innerhalb der Wandung. Treten die Zoosporen alle aus einer gemeinsamen Öffnung aus, so zerstreuen sie sich sofort nach dem Austritt, oder sie sammeln sich vor der Mündung des Zoosporangiums zu einer Hohlkugel an, oder die während des Ausschlüpfens sich bewegenden Zoosporen zerstreuen sich zum Teil sofort, zum Teil sammeln sie sich zu einer Hohlkugel an. 4. Planetie: monoplanetisch, oder di- bzw. polyplanetisch. 5. Keimung.

E. Oogoniumstiel: 1. Größe: Durchmesser in $\mu$; Verhältnis der Länge zum Durchmesser: z. B. bis zur dreifachen Länge des Oogondurchmessers, $^1/_2$ des Oogondurchmessers usw. 2. Form: gerade oder nicht gerade, sondern bogig oder hakig gekrümmt, gewunden oder schraubig.

F. Oogonium: 1. Größe in μ. 2. Form: kugelig, am Scheitel abgerundet, oder mit vorgezogenem Spitzchen, ei-birnförmig, gestreckt-zylindrisch, oder ellipsoidisch, tonnenförmig. 3. Stellung: a) terminal einzeln, oder büschelig gehäuft an den Astenden; b) interkalar; c) Oogonien im Zusammenhang, kettenbildend: die Oogonien bleiben im Zusammenhang, oder sie trennen sich noch unreif voneinander; d) in deutlich traubiger, oder nicht in deutlich traubiger Anordnung. 4. Wand: a) Form: glatt, oder mit zerstreut oder sehr dicht stehenden Ausstülpungen. Form der Ausstülpungen: breit, eckig vorspringend, oder kurz zylindrisch, hohle oder solide Stacheln, warzige oder stumpfkegelige Vorwölbungen. Die Ausstülpungen sind gleich oder verschieden lang. Ihre Größe in μ. b) Tüpfelung: mit deutlich sichtbaren Tüpfeln, oder nicht mit Tüpfeln bzw. Tüpfelung doch nicht deutlich sichtbar. c) Farbe: nicht gefärbt, oder gefärbt, z. B. gelb, braun bis schwarz, rot punktiert.

G. Oosporen: 1. Größe in μ. 2. Anzahl: eine zentrisch oder exzentrisch liegende, oder mehrere Oosporen. Die zu mehreren ausgebildeten Oosporen füllen den Innenraum des Oogoniums an, oder lassen einen größeren Teil desselben frei, seitlich oder in der Mitte zusammengedrängt liegend. 3. Membran: a) Anzahl: eine oder mehrere; b) Dicke: nicht auffallend dick, oder sehr dick, netzig mit stärker oder schwächer vorspringenden Leisten; c) Farbe: nicht auffallend gefärbt, oder stark gefärbt, z. B. gelb, dunkelbraun bis schwarz. 4. Inhalt: Plasma, zentrisch, subzentrisch oder exzentrisch angeordnete Fettropfen; andere, auffallende Bestandteile. 5. Keimung.

H. Antheridien: 1. Stellung: hypogyn, oder auf Nebenästen. Die Nebenäste entspringen von den oogonientragenden Hyphen, oder vom Oogoniumstiel bzw. vom Oogonium selbst (androgyn), oder sie kommen von anderen Hyphen (diklin). Sie verlaufen gerade oder gekrümmt, andere Hyphen umschlingend, oder nicht windend; sind unverzweigt, verzweigt, oder henkelartig und treten einzeln oder zu mehreren an das Oogon. 2. Form: unregelmäßig, zylindrisch, klein, kurz, keulenförmig oder schneckenförmig aufgerollt. 3. Verhalten zum Oogon: die Antheridien umspinnen das Oogon fast lückenlos, oder umgeben es krallen- oder handförmig; sie winden sich um das Oogon, oder legen sich ihm nur locker von der Seite an. 4. Die Befruchtungsschläuche treten von der Seite, oder von unten ein (hypogyn).

I. Lebensweise: saprophytisch oder parasitisch.

K. Sonstige Angaben: 1. Vorkommen (Fundort). 2. Natürliches Nährsubstrat. 3. Fangmethoden. 4. Kulturmethoden.

## III. Spezieller Teil.

### a) Fundliste:

Planmäßig gesucht wurde von mir nur nach Saprolegniaceen. Verwandte Arten, die sich zufällig mit ihnen zusammen fanden, wurden mit ihrem Standort notiert, aber nicht weiter bearbeitet.

#### 1. Saprolegniaceae:

| | |
|---|---|
| *Pythiopsis:* | *cymosa.* |
| *Saprolegnia:* | *dioica, anisospora, crustosa* var. III, *monoica, monoica* var *glomerata, litoralis, spiralis, parasitica, ferax, lapponica, mixta, floccosa.* |
| *Isoachlya:* | *monilifera, glomerata, terrestris.* |
| *Protoachlya:* | *paradoxa.* |
| *Achlya:* | *racemosa, racemosa* var. *stelligera, colorata, radiosa, americana, de Baryana, Orion, flagellata, imperfecta, caroliniana, apiculata, polyandra, conspicua, dubia.* |
| *Aphanomyces:* | *scaber, laevis, stellatus, norvegicus.* |
| *Dictyuchus:* | *monosporus, sterilis.* |
| *Thraustotheca:* | *clavata,* sp. |
| *Aplanes:* | *Braunii, Treleaseanus.* |
| *Geolegnia:* | *inflata.* |

#### 2. Angehörige verwandter Familien:

| | |
|---|---|
| *Leptomitaceae:* | *Leptomitus lacteus, Apodachlya pirifera, Sapromyces Reinschii.* |
| *Pythiomorphaceae:* | *Pythiomorpha undulata.* |

Gefunden wurden 46 Formen: 42 Saprolegniaceae und 4 Species aus verwandten Familien. *Achlya caroliniana, conspicua, dubia* für Europa erstmalig. *Isoachlya glomerata* und *Is. terrestris* wurden als neue Arten aufgestellt.

### b) Beschreibung der gefundenen Formen:

***Pythiopsis cymosa*** de Bary. Botan. Ztg. 1888, S. 632. Co. S. 18, Mi. S. 563.

Die zierlichen, schlaffen Hyphen, zunächst einfach, aber mit fortschreitender Entwicklung sich reich verzweigend, haben in ihrem mittleren Verlaufe einen Durchmesser von nur 12—14 μ. Unterhalb der kugeligen oder ellipsoidischen Zoosporangien erreichen sie eine Breite von 20—25 μ. Die terminalen Sporangien sind mit einer oder mehreren end- oder seitenständigen Entleerungspapillen versehen und 50, 55, 75 μ dick. Sie stehen einzeln oder auch häufig in Reihen am Ende der Hyphen und werden durch Sprossung oder Übergipfelung, jedoch nicht durch Durchwachsung erneuert. Die sofort ausschwärmenden 8, selten 9 oder 10 μ großen Zoosporen sind von der ersten Saprolegniaform.

Die Kulturen, die zunächst gut gediehen, wurden infolge hoher Temperatur des Laboratoriums stark von Bakterien befallen. Die in Entwicklung begriffenenen Gametangien kränkelten, und die Mycelien starben schließlich. Über die Maße der Sexualorgane können deshalb keine Angaben gemacht werden.

Fundort: 7. Sept. Oberhalb von Kobes Fischteichen bei Marburg. Feuchte Erde mit Moos. Fichtenholz und Fichtennadeln.

*Saprolegnia dioica* de Bary, Botan. Ztg. 1888, S. 619 = Sapr. diclina Humphrey. Trans. Am. Phil. Soc. **17**, S. 109, 1892 (93). Co. S. 26, Mi. S. 512.

Mycel dicht, etwa 1—2 cm breit, von schlanken, 20, 40 oder 50 μ breiten Hyphen gebildet. Die 300—400 μ langen, endständigen, keuligen oder zylindrischen Zoosporangien sind breiter als die Hyphen, und die folgenden durchwachsen die vorangehenden stark und schnell. Häufig sind mehrere Sporangien ineinandergeschachtelt. Die kugeligen, selten etwas eiförmigen Oogonien und die ihnen in der Form gleichenden Gemmen stehen gelegentlich interkalar, bilden jedoch meist einzeln oder in Reihen zu mehreren hintereinander, den Abschluß der Haupthyphen. Häufig gefundene Oogoniengrößen: 42—80 μ. Ihre Wand ist glatt und frei von Tüpfeln. Die zentrischen Oosporen, zu 5—20 gebildet, sind 20—27 μ dick. Antheridiennebenäste, stark verzweigt, von fremden Hyphen entspringend. Sie umspinnen und umgeben mit ihren oft stark unregelmäßig gelappten Antheridien die Oogonien meist so dicht, daß diese vollständig von ihnen verdeckt werden. Die Nebenäste vergehen verhältnismäßig schnell, während die Antheridien noch lange sichtbar bleiben.

Fundorte: 5. April. Marburg, Botanischer Garten, Palmenhaus. Aquarium, mit *Vallisneria spiralis* bewachsen. Geködert mit Ameisenpuppen.

30. Juli. Wannkopf. Moos und Erde.

7. Sept. Oberhalb von Kobes Teichen. Graswurzeln und feuchte Erde.

22. Sept. Lollar, Eisenbahngraben. In Zersetzung begriffenes Pflanzenmaterial, zusammen mit *Sapr. ferax*.

3. Nov. Münchhausen. 1. Teiche. Nitella, Moose, Wurzelwerk von Gräsern und Erde. Burgwald, Graben oberhalb der Fischteiche auf Erlenholz. Bergen, Kreis Celle. Aus einer Torfgrube des Salzmoores; auf Krötenlaich.

An mehreren Stellen des Burgwaldes fand ich eine Form, die in Kultur nur schwer zur Gametangienbildung zu bringen war und durch auffallend stark geschlängelte Hyphen von der typischen *Saprolegnia dioica* abwich. Der Pilz wurde mehrere Generationen hindurch in Reinkultur auf Hanfsamen gezogen. Der wellige Verlauf der Hyphen wurde zwar im Laufe der Zeit deutlich schwächer, verlor sich jedoch nicht gänzlich.

*Saprolegnia anisospora* de Bary. Bot. Ztg. 1888, S. 619. Co. S. 33, Mi. S. 513.

Die bis zu 1 cm langen, zierlichen Hyphen messen an der Basis 18—27 μ oder selten etwas mehr, und unterhalb ihrer sehr fein ausgezogenen, aber abgerundeten Spitzen 8,5 μ. Die endständigen Zoosporangien sind breiter als die Hyphen und wechseln in Form und Größe sehr, häufig langgestreckt-zylindrisch, keulenförmig oder durch feine, zweigartige, seitliche Auswüchse unregelmäßig gestaltet. Größen z. B.: 226 × 15; 134 × 24 μ.

Sie werden durchwachsen oder auch, besonders nach Übertragung in frisches Wasser, durch Übergipfelung erneuert wie bei Achlya. Zoosporen meist zu mehreren nebeneinander gebildet, von wechselnder Größe: 9,2—16,7 μ. Die verschiedenen Größenklassen sind zumeist auf verschiedene Zoosporangien verteilt — oder selten alle zusammen in einem Sporangium. In einem Falle wurde eine Spore von 25,1 μ beobachtet, die in einem 16 μ große Zoosporen enthaltenden Zoosporangium lag. Oogonien kugelig, am Ende der Haupthyphen oder auch an Seitenzweigen wechselnder Länge traubig angeordnet. Oft gemessene Größen 54,3—83,6 μ. Ihre Wand ist glatt und tüpfellos. Die in den meisten Oogonien zu 2—7 gebildeten, runden oder selten etwas eiförmigen Oosporen füllen den Innenraum meist nicht ganz aus. Sie sind

nach de Bary und Apinis exzentrisch, nach Coker zentrisch. — In meinen Kulturen fand sich nur eine einzige exzentrische Oospore mit auffallend großem Fettropfen. Häufige Eizellendurchmesser: 25—33 μ oder 29 × 25, 33 × 25 μ.

Die Antheridien umgeben das Oogonium dicht wie bei *S. dioica* und stehen am Ende von Nebenästen, die von fremden Hyphen kommen.

Fundort: 6. Aug. Lahnberge. Aus einem Tümpel beim Sanatorium „Sonnenblick" (?).

***Saprolegnia crustosa*** var. **III** Maurizio. Mitt. d. Deutsch. Fischerei-Vereins, **7**, S. 54, 1899. Co. S. 70.

Die zierlichen, geschlängelten Hyphen sind an der Basis durchschnittlich 42 μ, im mittleren und oberen Verlaufe 24, 17, 15 μ dick. Sie laufen allmählich sehr fein aus und enden stumpf mit heller Zone; oder keulenförmige, dunkelbraune Anschwellungen, die zu Sporangien oder Gemmen werden, bilden den Abschluß der Haupthyphen und auch der nicht sehr reichlich entwickelten Seitenzweige. Die Zoosporangien wechseln in ihren Maßen, insbesondere ihrer Länge sehr. Häufige Größen: 234 × 25, 350 × 40 μ. Sie sind keulenförmig mit endständiger, kurzer, breiter Entleerungspapille; ihr größter Durchmesser liegt in der Mitte oder im oberen Drittel. Seltener sind unregelmäßig gestaltete Zoosporangien. Sie werden sehr rasch durchwachsen; gelegentlich erfolgt gleichzeitig auch ihre Erneuerung nach dem *Achlya*-Typ. Zoosporen: 10—12 μ dick, zu vielen ausgebildet. Die Oogonienstiele, im Durchmesser 8—17 μ, wechseln in Länge und Form stark. Die meisten sind lang und geschlängelt, auch gebogen oder zurückgekrümmt. Oogonien: kugelig oder ebenso häufig birnförmig. Größe: Selten 42 μ, meist 67—92 μ, größere, birnenförmige: 109 × 75 μ. Sie stehen terminal, einzeln, in deutlich traubiger Anordnung, selten finden sich interkalare. Oogonienmembran glatt, mit großen, aber nicht sehr zahlreichen Tüpfeln. Durchmesser der zentrischen Oosporen: 19—25 μ, gelegentlich etwas größer. Selten zu wenigen (3), meist zu vielen, 10—30 und mehr, den Innenraum des Oogoniums anfüllend. Antheridien auf Nebenästen bei etwa $^1/_3$ der Oogonien ausgebildet, regelmäßig von anderen als den Oogonien tragenden Hyphen entspringend. Sie sind meist unverzweigt und treten einzeln an die weiblichen Sexualorgane heran. Die kleinen, aber deutlich abgegrenzten, unregelmäßig keulenförmigen, verzweigten Antheridien, legen sich dem Oogonium locker an und lassen ihre Befruchtungsschläuche von der Seite eintreten.

Fundorte: 23. Aug. Botanischer Garten. Victoria-regia-Haus. Bassin mit *Eichhornia crassipes*. Tote Blätter, Wasserlinsen und Algen, sowie auf ausgelegten Ameisenpuppen und Hanfsamen.

13. Okt. Liescheid. Graben, auf Zitterpappelholz.

17. Nov. Oberer Kernbach, auf Erlenholz, zusammen mit *Saprolegnia ferax*.

***Saprolegnia monoica*** Pringsheim. Jahrb. f. wiss. Bot., **1**, S. 292, 1857. Co. S. 49, Mi. S. 514.

Das Mycel aus langen, schwach verzweigten, abstehenden Hyphen von heller Farbe bestehend, entwickelt leicht Zoosporangien, die in ihrer Gestalt auffallend variieren, so daß sich in derselben Kultur alle möglichen Übergänge von gestreckt zylindrischen zu kugeligen Formen finden. Sie sind mit einer, nicht selten auch mehreren deutlichen Entleerungspapillen versehen. Die kugeligen Oogonien, Durchmesser: 33—75 μ, sind traubig angeordnet — ganz selten finden sich interkalare — und stehen am Ende gerader oder schwach gekrümmter Nebenäste, deren Länge etwa

dem halben oder ganzen Oogoniendurchmesser entspricht. Die derbe Oogonienmembran besitzt große, bis 12 μ breite Tüpfel.

Die zentrischen Oosporen, ganz selten einzeln, meist zu 7, 8 oder 10 und mehr (bis 30) gebildet, sind durchschnittlich 23—25 μ dick. Nur selten wurden 17 oder 30 μ gemessen. Sie füllen das Oogonium fast niemals vollständig aus. Die keinem Oogon fehlenden, dicken Antheridien stehen am Ende meist verzweigter Nebenäste, die von der Oogonien tragenden Hyphe oder dem Oogonienstiel entspringen und häufig zu mehreren Oogonien hinwachsen.

Die Art bildet offenbar verschiedene Rassen, die Beziehungen zu den anderen Spezies dieser Gruppe zeigen und die Diagnose sehr erschweren.

Fundorte: 5. April. Botanischer Garten. Palmenhaus. Aquarien. Auf ausgelegten Ködern.

30. Sept. Sababurg. Bach. Erlenholz, mit *Dict. ster.* und *Ach. flagellata.*

17. Nov. Brungershausen. Mühlenbach, auf Erlenholz.

10. Dez. Wehrshausen. Teich. Holz mit *Dict. ster.* und *Apodachlya pirifera.*

15. Febr. Botanischer Garten. Teich, auf einer toten Fliege.

11. März. Daselbst auf ausgelegten Materialien. Mit *Apod. pir.* Wannkopf. Feuchte Stelle, Erde, unter Moosen. Zusammen mit *Sapr. litoralis.*

***Saprolegnia monoica*** var. ***glomerata*** Tiesenhausen. Arch. f. Hydrobiologie und Planktonkunde, **7**, S. 277, 1912. Co. S. 51.

Die zierlichen 1—2 cm langen Hyphen vergehen verhältnismäßig schnell. Sie haben einen Durchmesser von 10—20 μ und sind häufig durch kleine knotenförmige Anschwellungen und kurze Zweige sehr unregelmäßig gestaltet. Die endständigen Zoosporangien sind zylindrisch bis keulenförmig. Größe z. B. 150,5 × 33 μ. Die in ihnen meist zu mehreren nebeneinander, seltener in einer Reihe entstehenden Zoosporen sind 9—11 μ dick. Die kugeligen Oogonien sind an den Haupt- und Seitenzweigen traubig angeordnet. Sie stehen einzeln oder auch seltener zu mehreren an kurzen, sehr unregelmäßig gestalteten Trägern mit kurzen Ausstülpungen und knotenförmigen Verdickungen. Oft sind die Oogonienstiele gekrümmt oder scharf geknickt und wölben sich in Form eines kleinen Zapfens ins Oogonium vor. Häufige Oogoniendurchmesser: 58—75 μ. Ihre Wand ist glatt, vereinzelt mit spärlichen etwa 5 μ breiten Tüpfeln. Die in ihnen meist zu 4, 5, 7, aber auch zu 12 und mehr gebildeten, runden, zentrischen Oosporen sind 23—27 μ dick. Die an den Oogonienstielen entstehenden, Antheridien tragenden Nebenäste, die zu demselben oder auch seltener zu benachbarten Oogonien wachsen, sind gerade oder meist gekrümmt, knotig verdickt und stark verzweigt. Die an ihrem Ende abgegliederten zylindrischen Antheridien legen sich zu mehreren dem Oogonium seitlich an.

Fundorte: 27. Nov. Münchhausen, Fischzüchterei. Graben bei den oberen Forellenteichen, auf Fichtenholz.

6. Sept. Lahnberge. Von einer feuchten Stelle in einem Fichtenwalde vor Moischt. Auf Holz.

***Saprolegnia litoralis*** Coker. Co. S. 54.

Hyphen in der ersten Entwicklungszeit auffallend gestaucht und gedrungen, vom achlyoiden Typ. Im weiteren Verlauf strecken sie sich, bleiben aber immer kräftig und stehen vom Substrat ab. Schwach, gelegentlich auch dichotom verzweigt, am Ende abgerundet, häufig mit Gemmen, Oogonien oder Zoosporangien abschließend.

Das Plasma, oben dunkelbraun und nach der Basis zu heller werdend, ist immer dicht gelagert, so daß das Mycel makroskopisch von milchiger Farbe ist. Hyphendurchmesser: z. B. 25, 33, 50 μ und mehr. Die endständigen Zoosporangien werden sehr leicht gebildet, wenn das Mycel in frisches Wasser übertragen wird. Sie sind nicht oder nur unwesentlich breiter als die Hyphen, 251×50, 309×42, 376 × 42 μ und länger. Zylindrisch, häufig durch mehrere aufeinanderfolgende Einschnitte kettenartig, mit endständiger, großer Entleerungspapille, von oft sehr zierlicher Gestalt. Die Zoosporen werden zu mehreren Hunderten in einem Sporangium gebildet, sehr an *Saprolegnia ferax* erinnernd. Die primären Oogonien sind endständig, kugelig oder selten etwas gestreckt, während die später folgenden, racemös angeordneten, von ausgesprochen kugeliger Gestalt sind. Die Oogonien stehen vereinzelt an langen Zweigen, meist jedoch erreicht die Länge des 10 μ dicken Oogonienstieles den Durchmesser des Oogoniums nicht. Gerade, sehr selten schwach gekrümmt, häufig stark ins Oogonium vorgewölbt. Durchmesser der seitenständigen Oogonien: 58,5—67 μ, der endständigen z. B. 100 × 88, 75 × 65 μ. Die glatte dicke Membran besitzt bei einigen Oogonien spärliche, aber deutliche, etwa 8 μ breite Tüpfel. Die zu 4—12 gebildeten Oosporen füllen den Innenraum ± an. Durchmesser: 31, 30 μ, aber auch weniger: 28, 27 μ. Die Antheridien tragenden, sich oft stark verzweigenden Nebenäste wie bei *Sapr. monoica*. Stellung und Verlauf junger Nebenäste erinnern — insbesondere bei den endständigen Oogonien — etwas an *Achlya racemosa*. Die am Ende der Nebenäste abgegliederten Antheridien legen sich dem Oogon von der Seite an. Ihre Befruchtungsschläuche sind gut sichtbar. Identisch mit der von Apinis beschriebenen Form, etwas abweichend von der Diagnose Cokers.

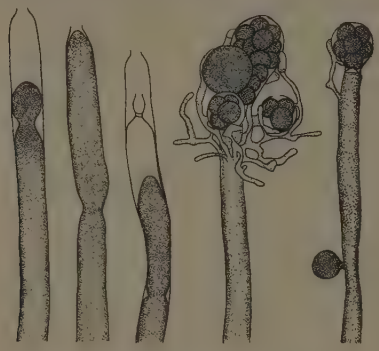


Fig. 1. *Saprolegnia litoralis*. Verschiedene Stadien der Sporangienerneuerung. Gametangien. 104 ×.

Fig. 2. *Saprolegnia spiralis*. Ausschnitt aus einer Hyphe. 104 ×.

Fundorte: 3. Nov. Burgwald. Moorige Wiese; zusammen mit Aplanes.

1. März. Wannkopf. Von verschiedenen feuchten Stellen. Unter *Sphagnum*. Auf Fichtenholz.

***Saprolegnia spiralis*** Cornu. Ann. sc. nat., Bot. Sér, 5, **15**, S. 10. Co. S. 71, Mi. S. 517.

Die 10—20 μ breiten, zierlichen Hyphen haben meist einen etwas welligen Verlauf. Zoosporangien endständig, in Form und Größe stark wechselnd. Die besonders häufig 40—80 μ oder z. B. 72 × 81 μ messenden kugeligen oder birnförmigen Oogonien sind an unregelmäßig gekrümmten, gebogenen oder scharf geknickten, in ihrer Länge sehr wechseln-

den Trägern traubig angeordnet. Oogonienwand glatt und bei einigen Oogonien mit spärlichen, kleinen, aber deutlichen Tüpfeln. Die runden Oosporen sind selten nur zu 1—3, meist zu mehreren bis zu 8 oder 10 ausgebildet und füllen den Innenraum des Oogoniums ± an. Durchmesser: 20—26 μ. Die keulenförmigen oder unregelmäßig gelappten Antheridien, die einigen Oogonien fehlen, stehen am Ende kurzer, einfacher oder auch verzweigter Nebenäste, die unmittelbar neben dem Oogonium oder seltener auch an dessen Tragstiele entspringen.

Die von mir nur kurze Zeit kultivierte Form möchte ich, trotzdem sie auch Eigenschaften mit *Sapr. retorta* Horn gemeinsam hat, doch als *Sapr. spiralis* bezeichnen.

Fundort: 17. Dez. Erde, Holzstückchen, Pflanzenreste aus einem sumpfigen Gelände oberhalb Wehrda.

***Saprolegnia parasitica*** Coker. Co. S. 57.

Die durchschnittlich 10—25 μ dicken, selten etwas welligen Hyphen bilden ein zierliches Mycel und schließen meist mit sehr unregelmäßig gestalteten Gemmen oder Zoosporangien ab. Öfter gemessene Zoosporangiengrößen z. B.: 225 × 75 μ, 310 × 33 μ. Erneuerung der Zoosporangien nach dem *Saprolegnia*-Typ oder mindestens ebenso häufig durch Übergipfelung wie bei *Achlya*. Gametangien sind bei dieser Form bislang nicht beobachtet worden.

Gefunden auf einem mir am 30. März aus Hannoversch-Münden übersandten toten Fisch und auf verwesenden Kröteneiern und -larven, aus einem Tümpel des Salzmoores bei Bergen, Krs. Celle.

***Saprolegnia ferax*** (Gruith.) Thuret. Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 3, **14**, S. 214, 1850. Co. S. 40. *Sapr. Thureti* de Bary. Mi. S. 521.

Die einen dichten, beständigen Rasen bildenden, hellbraunen, kräftigen, abstehenden Hyphen sind durchschnittlich 20—30 μ, seltener bis zu 80 μ dick. Haupt- und Seitenzweige an der Spitze abgerundet, oder — bei kräftiger Vegetation — mit Reproduktionsorganen abschließend. Die nach Übertragung in frisches Wasser reichlich gebildeten Zoosporangien sind endständig, nur vereinzelt wurden interkalare beobachtet. Sie sind im allgemeinen nur unwesentlich breiter als ihre Traghyphe, spindelförmig und am Ende in eine kleine Entleerungspapille ausgezogen. Die Sporangienlänge wechselt stark, sehr oft wurden 400—500 μ gemessen.

Die 8—10 μ großen Zoosporen liegen zu mehreren, dicht gepackt, nebeneinander, und werden in großen Zoosporangien zu einigen Hundert gebildet. Auffällig ist die nur sehr kurze Dauer des ersten Schwärmstadiums. Die zahlreichen, kugeligen bis birnförmigen Oogonien, zumeist nicht deutlich traubig angeordnet, stehen einzeln am Ende der Haupt- oder Seitenzweige; jedoch kommen auch reihenweis gestellte, interkalare vor. Besonders häufig finden sich leeren Sporangien einwachsende Oogonien von wechselnder Gestalt. Häufige Maße: 88, 88 × 83, 83 × 75, 75 × 92 μ. Die glatte, derbe Membran besitzt zahlreiche, 6, 8 oder 10 μ große Tüpfel, die bereits an den unreifen, im durchscheinenden Lichte fast schwarzen Oogonien zu sehen sind. Die geraden oder schwach gekrümmten Oogoniumträger häufig mit einem ins Innere des Oogoniums vorspringenden Fortsatz. Die zentrischen, kugeligen oder in gestreckten Oogonien länglich-eiförmigen 20—25 μ großen Oosporen werden meist zu vielen, über 40, gebildet und füllen den Innenraum des Oogoniums dicht an. Selten findet man nur 6—20 Eizellen, die dann, an einer Seite liegend, den größeren Teil des Innenraumes frei lassen. Antheridien tragende Nebenäste

werden, wenn überhaupt, nur zu wenigen gebildet und entspringen dann von der Oogonien tragenden Hyphe.

In Reinkultur auf Hanfsamen und Ameisenpuppen. Wurde die Pflanze gleichzeitig auf Hanf und Ameisenpuppen gezüchtet, so zeigten sich beim Vergleich beider Mycelien oft auffallende Größenunterschiede. Die auf Ameisenpuppen kultivierte Pflanze war in allem wesentlich kleiner. Ziemlich konstant verhielt sich die Oosporengröße. Mit Schläuchen keimende Oosporen beobachtet.

Die am häufigsten gefundene Form. Fundorte z. B.: 5. April. Botanischer Garten. Palmenhaus. Aus verschiedenen Aquarien. Geködert auf Ameisenpuppen.

22. Sept. Lollar. Eisenbahngraben. Auf Eichenholz. Alte Lahn. Tote Grasstengel und Laub. Zusammen mit *Achlya racemosa.*

24. Sept. Daselbst. Pflanzenreste, Holz, Algen. Zusammen mit *Achlya colorata.* Schlamm. Zusammen mit *Achl. flagellata.* Holz. Grasreste, Algen mit *Dictyuchus sterilis.*

30. Sept. Sababurg, Bach. Erlenholz, zusammen mit *Dict. sterilis.* Heldrastein. Pfütze. Pflanzenreste.

3. Okt. Lahn. Auf einer Pflaumenfrucht, Erlenholz, zusammen mit *Achlya racemosa.*

4. Okt. Botanischer Garten. Victoria-regia-Haus. Auf ausgelegten Früchten von *Rosa Moyesi* und Ameisenpuppen.

5. Okt. Münchhausen. Bei den ersten Forellenteichen. Sumpfwiese: Erde.

13. Okt. Liescheid. Auf Zitterpappelholz, zusammen mit *Achl. racemosa.*

3. Nov. Münchhausen. Bach oberhalb der Fischzüchterei. Auf Erlenholz.

17. Nov. Caldern. Sumpfwiese vor dem Rimberg. Erde, zusammen mit *Dict. ster.* Von verschiedenen Stellen im Kernbachgebiet. Erlenholz, zusammen mit *Sapr. crust.* var. III.

10. Dez. Wehrshausen. Teich. Holz von Erle und Aesculus. Mit *Achl. radiosa.*

1. März. Wehrda. Sumpfwiese. Auf Pflanzenresten.

Die von Gäumann — Botanisca Notiser, S. 156, 1918, Co. S. 73 — als

***Saprolegnia lapponica***

bezeichnete Form, wurde ebenfalls häufig im Gemisch mit *Sapr. ferax* gefunden, und ist wahrscheinlich mit ihr identisch. Sie unterscheidet sich von der typischen *Sapr. ferax* vor allem durch die kugeligen Oogonien, die an kurzen Seitenästen zu einer lockeren Traube angeordnet sind.

An *Saprolegnia ferax* erinnert in Mycel, Hyphen und Sporangienform sehr stark:

***Saprolegnia mixta*** de Bary. Bot. Ztg. 1883, S. 56. Co. S. 46, Mi. S. 519.

Durchmesser der kugeligen, terminal, einzeln, in deutlich traubiger Anordnung stehenden Oogonien: 58—80 μ. Oogonienwand mit vielen deutlich sichtbaren, zum Teil etwas vorspringenden, 6—10 μ breiten Tüpfeln. Die zumeist kurzen Oogonienstiele sind gerade, oder schwach gekrümmt. Oosporen kugelig, 20 oder besonders häufig 25 μ dick, zu 7—15 und mehr das Oogonium ausfüllend. Die etwa in 50% ausgebildeten Nebenäste entspringen von den Oogonien tragenden Hyphen oder vom Oogonienstiel, oder sehr selten vom Oogonium selbst. Daneben finden sich solche, die von fremden Hyphen kommen. Ein oder mehrere Nebenäste treten an das Oogon. Die sich ihm seitlich anlegenden Antheridien sind klein, keulig.

Fundorte: 30. Sept. Sababurg. Bach. Auf Erlenholz.

14. Okt. Liescheid. Straßengraben. Holz von *Populus tremula.*

***Saprolegnia floccosa*** Maurizio. Mitt. d. Deutsch. Fischerei-Ver., **7**, S. 50, 1899. Co. S. 74.

Die schwach verzweigten, meist unregelmäßig hin- und hergebogenen, zierlichen Hyphen sind an der Basis 60 μ, in ihrem mittleren Verlaufe 25—12 μ dick. Sie werden nach der Spitze zu allmählich feiner und enden stumpf. Sporangien wie für Saprolegnia typisch. Die zumeist traubig angeordneten, 42—67 μ dicken Oogonien fallen besonders auf durch ihre stark eckige Form, die durch die großen, vorspringenden Tüpfel bedingt wird. Die Oogonien stehen auf stämmigen Trägern, die in ihrer Länge wechseln, jedoch im allgemeinen nicht das Dreifache des Oogoniendurchmessers erreichen. Gerade oder unregelmäßig gestaltet, gelegentlich scharf geknickt. Die zentrischen Oosporen haben einen Durchmesser von 21, 24—27 μ, besonders häufig 23,5—25 μ. Anzahl: 2—14, sehr oft 4 oder 7. Sie liegen in einigen Oogonien so locker, daß sie einen großen Teil des Innenraumes frei lassen; in anderen wieder sind sie sehr dicht gepackt und deformieren sich gegenseitig. Die bei etwa $^3/_4$ der Oogonien vorhandenen Antheridien stehen an Nebenästen, die, zumeist kurz und nicht verzweigt, teils neben dem Oogonium, teils vom Oogonienstiel entspringen. Die Antheridien legen sich den Oogonien von der Seite an. 1895 von Maurizio auf Forelleneiern in der Fischzüchterei Münchhausen gefunden.

Fig. 3. *Saprolegnia floccosa*. Oogonium. 104 ×.

Fundorte: 6. April. Botanischer Garten. Palmenhaus, Aquarium. Auf ausgelegten Ameisenpuppen.

17. Nov. Brungershausen. Erde mit *Vaucheria* und Lebermoosen. Aus einem halbtrockenen Bach.

***Isoachlya monilifera*** (de Bary) Kauffman. Am. Journ. Bot., 8 = *Saprolegnia monilifera* de Bary. Bot. Ztg. 46, S. 629, 1888. Co. S. 88, Mi. S. 525.

Mycelium auffallend klein und zierlich. Die kurzen, schwach verzweigten Hyphen sind 17—30 μ dick. Fast immer abschließend mit perlschnurartig aneinandergereihten Oogonien oder Gemmen, die sich leicht voneinander trennen. Nur sehr selten werden Zoosporangien gebildet. Diese sind dicker als die Hyphen, keulenförmig: z. B. 25 × 40 μ. Oogonien: Durchmesser 58—75 μ. Durchaus kugelig, nur selten etwas von der Kugelform abweichend. Wand glatt und mit vielen kleinen Tüpfeln, die besonders dann gut sichtbar sind, wenn die Eier die Oogonien nicht ganz anfüllen, sondern an einer Seite zusammengedrängt liegen. Eizahl 5, 8, selten 2, besonders häufig 6. Durchmesser: 20, 21, 25 μ. Antheridien werden nicht gebildet.

Fundorte: 3. Nov. Burgwald. Graben oberhalb der Fischteiche, auf Erlenholz. Daselbst in einem Graben unterhalb der Fischzüchterei.

***Isoachlya glomerata*** n. sp.

Die am Ende abgerundeten, mit plasmaarmer Zone endigenden, geraden, kräftigen Hyphen haben in ihrem oberen und mittleren Verlaufe einen Durchmesser von 17—30 μ und sind an ihrer Basis etwa 42—70 μ dick. Das Plasma ist im oberen Teile der Fäden dicht gelagert und erscheint im durchfallenden Lichte dunkelbraun. Von derselben Farbe sind auch die jungen Oogonien und Oosporen. Verzweigung der Hyphen nicht sehr stark. Die Seitenachsen spreizen häufig unter 90° oder unter einem kleineren Winkel nach vorwärts von den Hauptachsen ab. Die endständigen,

im allgemeinen zylindrischen Zoosporangien, die meist in der Mitte am breitesten sind, haben z. B. folgende Größen: 209 × 46, 250 × 40 μ. Sie sind mit einer endständigen Entleerungspapille versehen und werden durch Übergipfelung oder Durchwachsung erneuert. Oft findet man in leere Sporangien einwachsende Oogonien. Die Zoosporen sind durchschnittlich 10,5—12 μ groß. Die Oogonien haben einen Durchmesser von 32—51 μ. Sie sind kugelig bis birnförmig und traubig angeordnet. Der Oogonienstiel, in seiner Länge stark wechselnd, übertrifft nur selten den Durchmesser des Oogoniums um das Drei- bis Mehrfache. Meist kurz und verzweigt, mehrere knäuelartig gehäufte Oogonien tragend, häufig so, daß aus dem Stiel des einen der Träger des anderen Oogoniums entspringt. Oogonienwand dick, von etwas grünlichem Schimmer und frei von Tüpfeln. Die in meinen Kulturen immer nur in der Einzahl ausgebildeten Oosporen sind durchschnittlich 23,5 bis 40,3 μ groß und füllen das Oogonium meist nicht vollständig aus. Die immer vorhandenen etwa 8—10 μ dicken zylindrischen bis keulenförmigen Antheridien stehen am Ende einfacher oder verzweigter, meist sehr kurzer Nebenäste, die von der oogonientragenden Hyphe neben dem Oogonienstiel oder an diesem selbst, sehr oft unmittelbar unter dem Oogon entspringen. Häufig versorgt ein vom Oogonienstiel entspringender, stark verzweigter Nebenast mit seinen Antheridien alle gehäuft stehenden Oogonien. Die Antheridien legen sich den Oogonien seitlich an, oft umgeben sie es in einer Windung. Ihre Befruchtungsschläuche sind gut sichtbar.

Fig. 4. *Isoachlya glomerata*. Übersichtsbild über eine einzelne Hyphe. Links unten Basis. 120 ×.

Fundort: 21. Nov. Im oberen Kernbach bei Caldern auf Erlenholz. Gezogen auf Hanfsamen.

### *Isoachlya terrestris* n. sp.

Die langen, geraden, weit abstehenden, zierlichen Hyphen sind an der Basis 29—42, in ihrem mittleren Verlauf 18—21 und an der Spitze etwa 10 μ dick. Sie werden nach oben zu ganz allmählich feiner und enden stumpf mit heller Zone. Das Plasma ist in den jungen Hyphen von dunkelbrauner, in den alten von heller

Farbe. Verhältnismäßig selten werden lange, dünne, meist rechtwinklig abspreizende, oft etwas gebogene Seitenzweige abgegeben. Daneben finden sich — seltener — kurze, „dornen"artige Verzweigungen. Die endständigen Zoosporangien haben z. B. folgende Maße: 293 × 25, 393 × 44, 543 × 34 µ. Sie stehen einzeln oder oft zu mehreren gehäuft und werden in der für Isoachlya

Fig. 5. *Isoachlya terrestris.* Zoosporangienerneuerung. 80 ×.

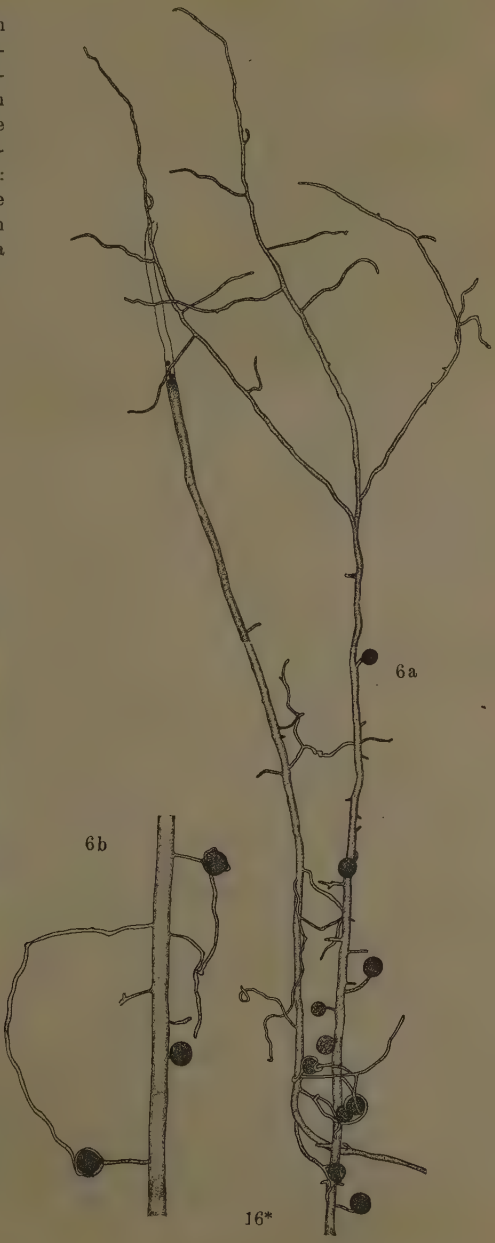



Fig. 6. *Isoachlya terrestris.* a Übersichtsbild über zwei nebeneinanderliegende Hyphen. Oben Spitze der Hyphen. b Ausschnitt aus dem mittleren Verlaufe einer anderen Hyphe. Antheridien tragende Nebenäste. 75 ×.

charakteristischen Weise erneuert. Zoosporangienwand mit deutlich sichtbaren Tüpfeln. Eine oder mehrere seitenständige, mehr oder weniger weit (16—20 μ) ausgezogene Entleerungspapillen sind oft neben der immer vorhandenen endständigen ausgebildet. Die Zoosporen messen etwa 8—10 μ. Die geraden, selten etwas gekrümmten Oogonienstiele haben einen Durchmesser von 6—9 μ. Sie sind ½—3 mal so lang wie die Oogonien im Durchmesser. Die Oogonien sind kugelig, selten etwas unregelmäßig, traubig angeordnet. Sie sind durchschnittlich 32—44 μ dick. Ihre dunkle Wand ist frei von Tüpfeln und bei den meisten Oogonien glatt, oder mit wenigen, unregelmäßigen Ausstülpungen versehen, die 10—12 μ lang werden. Die zu 1—5, meist zu 2 oder 3 ausgebildeten Oosporen sind rund, oder auch durch gegenseitigen Druck abgeplattet. Sie füllen den Innenraum des Oogoniums nicht ganz aus Durchmesser 16—27 μ. Reif mit auffallend großem, exzentrisch gelegenem Fettropfen. Die nur etwa bei der Hälfte der Oogonien ausgebildeten Antheridien entwickelten sich erst auffallend spät. Sie haben einen Durchmesser von etwa 8 μ und legen sich dem Oogon von der Seite an oder umgeben es dicht, oft in mehreren Windungen. Sie stehen am Ende zierlicher, verzweigter, häufig weit herkommender und gebogener Nebenäste, die meist in einiger Entfernung vom Oogoniumträger von derselben Hyphe entspringen, oder auch in vereinzelten Fällen dikliner Herkunft sind.

Fundorte: 17. Nov. Erde mit Pflanzenresten von einer Sumpfwiese. Aufstieg zum Rimberg von Brungershausen aus. Stark mit Erde verschmutztes Erlenholz aus dem oberen Kernbach. Kultiviert auf Hanfsamen.

***Protoachlya paradoxa*** n. comb. Coker. Co. S. 91.

Die langen, schlanken, schwach verzweigten, hellbraunen Hyphen haben einen Durchmesser von 12—25 μ. Die terminal, einzeln stehenden Zoosporangien sind in der Mitte etwas bauchig. Größe: 234 × 16—25 μ, 217 × 25 μ. Öffnung durch kleine, aber deutliche Entleerungspapille. Erneuerung zumeist nach dem *Achlya*-Typ. Die zu mehreren nebeneinander ausgebildeten Zoosporen bewegen sich während des Austritts: der größere Teil bleibt wie bei *Achlya* vor der Mündung liegen, nur ein kleiner Teil schwimmt etwa 5—10 Minuten lebhaft umher, um sich dann an der Oberfläche des Wassers abzurunden. Durchmesser der eingekapselten Sporen 12,5 μ. Oogonien kugelig, oder etwas birnenförmig. Sie stehen terminal am Ende der Haupthyphen oder auch an kurzen, geraden Seitenzweigen. Selten ragt der Oogonienträger in Form eines kleinen Zipfels ins Oogonium vor. Die Wand des Oogoniums ist bei meiner Form glatt und frei von Tüpfeln, nach Coker für gewöhnlich mit wenigen Tüpfeln. Größenverhältnisse: z. B. 50 × 33,5, 67, 75, 84 μ. Oosporen zentrisch zu 2—4 oder 10 meist den Innenraum des Oogoniums ganz ausfüllend. Durchmesser: 25—33,5 μ. Antheridien auf Nebenästen, die selten von derselben, meist von einer fremden Hyphe kommen, stets vorhanden. Keulenförmig, 8—17 μ dick. Selten zu wenigen, häufiger zu vielen am Oogon, es dicht umspinnend. Gut sichtbare Befruchtungsschläuche.

Fundort: 31. Juli. Marburg. Graben hinter der Gasanstalt. Von drei verschiedenen Stellen. Geködert auf ausgelegten Ameisenpuppen und Hanfsamen.

***Achlya racemosa*** Hildebrand. Jahrb. f. wiss. Bot. 6, S. 249, 1867. Co, S. 106, Mi, S. 547.

Hyphen steif abstehend, kräftig, hellbraun, wenig verzweigt. Durchmesser: 29—58, selten bis zu 125 μ. An der Spitze abgerundet, meist jedoch mit einem Zoosporangium oder Oogonium endend. Die zum Teil sehr langen Zoosporangien

sind spindelförmig, nicht wesentlich breiter als die Hyphen und stehen in terminalen, häufig sehr deutlich ausgebildeten Wickeln. Die durch eine endständige Entleerungspapille austretenden Zoosporen sind durchschnittlich 10 μ dick. Der gerade, 11 bis 12,5 μ messende Oogonienstiel ist kurz; meist entspricht seine Länge etwa dem Oogondurchmesser. Diese haben eine Größe von 58 – 69 μ, sind kugelig und stehen terminal, einzeln in deutlich traubiger Anordnung. Ihre kräftige Wand ist glatt, ohne Tüpfelung und von hellbräunlicher oder leuchtend gelber Farbe. Häufige Größen der Oosporen: 25, 26, 29 μ. Sie sind besonders oft zu 3—6 ausgebildet, jedoch kommen auch Oogonien vor mit mehr bzw. weniger Oosporen. In einem Falle z. B. trug eine Hyphe nur Oogonien mit je einer Oospore, die fast alle dieselbe auffallende Größe von 50,2 μ hatten, so daß anzunehmen ist, daß es sich um eine Hemmungsbildung handelte. Die zentrischen Eizellen füllen, je nach ihrer Anzahl, den Innenraum des Oogoniums mehr oder weniger aus oder lassen größere Teile desselben frei. Die zumeist vorhandenen, kleinen, dicken, keulenförmigen Antheridien stehen am Ende henkelartiger Nebenäste, die zu ein oder zwei vom Oogonienstiel, oft unmittelbar unter dem Oogon, entspringen. Die Antheridien legen sich dem Oogon seitlich an und lassen ihre auffallend großen, gut sichtbaren Befruchtungsschläuche von der Seite eintreten.

Bei höheren Temperaturen wurden die Rohkulturen leicht von *Olpidiopsis* befallen. Häufig gefunden z. B.: 6. April. Elsaßhausen, Bach, Erde und Pflanzenreste.

7. Sept. Bei Kobes Teichen. Feuchte Erde, Graswurzeln. Von einer anderen Stelle unter Moosen.

22. Sept. Lollar. Alte Lahn. Auf Holz.

13. Okt. Am Wege nach Liescheid. Holz von Populus tremula. Zusammen mit *A. flag*, *Achl. radiosa* und *Saprolegnia ferax*.

3. Nov. Burgwald. Graben bei den Hauptteichen der Fischzüchterei mit *Sapr. dioica*.

1. Dez. Bach hinter Wehrda, auf Erlenholz.

8. Dez. Wehrshausen. Teich. Auf Äpfeln und Kastanienfrüchten.

10. Dez. Daselbst; Erlenholz. Zusammen mit *Achlya radiosa* und *Apod. pir.*

15. Febr. Botanischer Garten. Teich. Auf Holz, zusammen mit *Apod. pir.* Von einer anderen Stelle, zusammen mit *Aphanomyces scaber*.

26. Febr. Daselbst. Zusammen mit *Achl. colorata*.

Die bei Mi. S. 549 aufgeführte

**Forma oder var. *stelligera*** Cornu

wurde von mir einmal, am 7. Sept., an einer feuchten Stelle hinter Spiegelslust auf Pflanzenresten gefunden. Die Form unterscheidet sich von der typischen *Achlya racemosa* nur dadurch, daß ihre Oogonien mit zahlreichen, kurzen, etwa 5 μ langen Stacheln dicht besetzt sind.

***Achlya colorata*** Pringsheim. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1882, S. 855. Co. S. 108.

Hyphen mehr oder weniger unverzweigt, von gestauchter Form. Durchmesser: 17—34 μ. Sie enden stumpf oder auch häufig mit Oogonien. Sporangien wie bei *Achlya racemosa*. Oogonien kugelig, in traubiger Anordnung auf kurzen, geraden 10—12 μ dicken Stielen. Durchmesser der Oogonien: 50—58 μ. Ihre tüpfelfreie Wand, mit 4 –11 μ langen, zerstreut stehenden Warzen oder Stacheln bedeckt, ist

von auffallend bräunlich-gelb-roter Farbe. Die sehr häufig zu zwei, aber auch zu ein oder drei und vier ausgebildeten, zentrischen Oosporen sind dickwandig, rund oder auch durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet und haben einen Durchmesser von 24—35 μ. Stellung und Form der Antheridien und Nebenäste wie bei *Achlya racemosa*.

Fundorte: 6. April. Bei Kobes Teichen, Erde, verwesende Laubreste, in Wasser liegende Kiefernadeln.

7. März. Botanischer Garten. Teich, auf Holz. Zusammen mit *Achl. racemosa*.

13. Okt. Liescheid. Aus einem Straßengraben.

***Achlya radiosa*** Maurizio. Mitt. d. Deutsch. Fisch.-Ver. 7. Heft, 1, S. 54, 1899. Co. S. 139 = *Achlya asterophora* Minden. Mi. S. 549.

Hyphenbreite 29—35, 50 μ oder weniger. Zoosporangien endständig, zylindrisch; nicht oder doch nur unwesentlich breiter als die Hyphen. Größenverhältnisse: z. B. 293 × 42, 301 × 38, 367 × 33,5 μ, Sporendurchmesser: 10 μ. Die Oogonien sitzen auf geraden, 8—10 μ dicken Stielen, die höchstens 1—2 mal so lang sind wie der Durchmesser des Oogoniums. Kugelig, terminal in deutlich traubiger Anordnung rechts und links der Hauptachse oder auch an kurzen, meist rechtwinklich abspreizenden Seitenzweigen. Oft schließen die Haupt- und Nebenhyphen mit einem Oogonium ab. Die Oogonwand ist mit gleichlangen, hohlen, stumpfkegeligen, derben Stacheln mit auffallend dicker Membran bekleidet. Maße der Ausstülpungen: 10—12 μ lang, selten etwas kürzer, an der Basis 7—9 μ breit. Oogoniendurchmesser, ohne die Stacheln: 37—46 μ. Die Oosporen, 37—40 μ dick, sind fast stets in der Einzahl ausgebildet, liegen zentrisch oder selten seitlich im Oogon und füllen es fast ganz an. Sie sind von einer dicken, auffallend hellgelb leuchtend gefärbten Membran umgeben und mit zahlreichen, sehr kleinen Fettröpfchen angefüllt. Die Eizellen scheinen nur sehr schwer zu reifen. Obgleich ich die Form in zahlreichen Kulturen und auf verschiedenen Substraten züchtete, gelang es nicht, festzustellen, zu welchem Typ (exzentrisch, zentrisch usw.) die Oosporen gehören. Antheridien und Nebenäste wie bei *Achlya racemosa*. 1899 zuerst von Maurizio in den Fischteichen von Münchhausen auf Forelleneiern gefunden. Die Form ist selten, bislang nur aus Europa bekannt, scheint aber in unserem Gebiete häufiger zu sein als anderswo.

Fig. 7. *Achlya radiosa*. Zwei endständige Oogonien. 100 ×.

Fundorte: 14. Okt. Auf Fichtenholz in einem Graben unweit Liescheid. Der Rohkultur wurden Hanfsamen zugesetzt, die jedoch vom Pilz nicht angegriffen wurden; dagegen infizierte er zugesetzte Hölzer stark.

10. Dez. Wehrshausen. Auf Holz, zusammen mit *Apodachlya pirifera*. *Dictyuchus sterilis* und *Saprolegnia ferax*.

30. Dez. Daselbst, auf Äpfeln.

3. Jan. Bach hinter Wehrda, auf Holz.

***Achlya americana*** Humphrey. Trans. Am. Phil. Soc. **17,** S 116, 1892 (1893). Co. S. 111. *A. de Baryana* var. *americana* v. Minden. Mi. S. 545.

Hyphen kräftig, stämmig, schwach verzweigt. Durchmesser: Haupthyphen an der Basis 80 μ und mehr, in der Region der Oogonien: 61, 66,5 μ, Seitenzweige: z. B. 56 μ. Sie sind von heller Farbe; bei starker Vergrößerung sind oft zahl-

reiche, leuchtende Fettröpfchen zu sehen. Zoosporangien endständig, lang, ± nicht breiter als die Hyphen. Sporen 10—11 μ dick. Der gerade, nicht gekrümmte Oogonienstiel ist meist auffallend kurz und gedrungen. In einem Falle z. B. nur 8 μ lang und 16 μ breit. Die kugeligen Oogonien haben einen Durchmesser von 64—77 μ, stehen einzeln, terminal in einer deutlichen Traube und bilden häufig auch den Abschluß der Hyphen. Die Wand der Oogonien ist glatt, von etwas bräunlicher Farbe und mit zahlreichen, deutlich sichtbaren Tüpfeln versehen, die etwa 10 μ breit sind. Der Durchmesser der exzentrischen, den Innenraum des Oogoniums zumeist dicht anfüllenden 3—30, sehr häufig 12 Oosporen beträgt 21—24 μ. Auf Nebenästen stehende Antheridien sind reich entwickelt und stets vorhanden. Die Nebenäste entspringen von den die Oogonien tragenden Hyphen meist neben dem Oogonienstiel, verzweigen sich und treten für gewöhnlich zu mehreren an das Oogon. Die verzweigten, zylindrischen Antheridien legen sich dem Oogonium seitlich an, es hand- oder krallenartig umgebend und lassen die Befruchtungsschläuche von der Seite eintreten.

Fundorte: 2. Aug. Sumpfige Stelle mit *Polytrichum* und *Sphagnum* in einem Fichtenwalde an der Straße nach Groß-Seelheim. Geködert auf ausgelegten Ameisenpuppen, Hanfsamen und abgekochten Kirschen (die stark von Würmern befallen wurden und sich nicht als Köder bewährten).

30. Sept. Sababurg. Bach. Auf Erlenholz.

3. Nov. Burgwald. Fischteiche. Auf Erlenholz. Von einer anderen Stelle: Graben, auf Erlenholz.

***Achlya de Baryana*** Humphrey. Proc. Amer. Phil. Soc. **17**, S. 117, 1892 (93). Co. S. 141. Mi. S. 544.

Der Durchmesser der an der Spitze abgerundeten Hyphen beträgt oben z. B. 21, 25, 30 μ, in der Mitte 42, 59 μ und an der Basis 100 μ. Die starr abstehenden Fäden verzweigen sich schwach, die Seitenachsen, die von der gleichen Beschaffen-

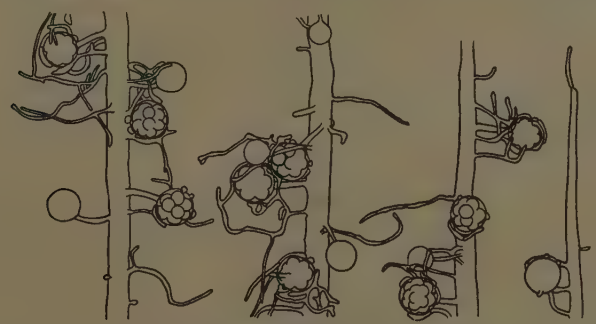


Fig. 8. *Achlya de Baryana.* Übersichtsbild über eine Hyphe, die aus zeichentechnischen Gründen in mehrere Abschnitte zerlegt wurde. Links unten Basis, rechts oben Spitze der Hyphe. 88 ×.

heit wie die Haupthyphen sind, spreizen etwa im rechten Winkel ab. Das Plasma ist dicht, das Mycel erscheint im durchfallenden Lichte dunkel, im reflektierten hell. Zoosporen und Zoosporangien normal nach dem *Achlya*-Typ. Letztere nur in

der Mitte etwas bauchig, sonst so breit wie die Hyphen, an der Spitze mit gut entwickelter Entleerungspapille. Der nicht sehr lange Oogonienstiel ist gerade oder selten schwach gekrümmt. Er hat einen Durchmesser von 9—12 μ und wölbt sich gelegentlich in Form eines Zapfens in das Oogonium vor. Die Oogonien sind sehr häufig 71, 75, 79 μ dick (nach Mindens Angaben 45—65 μ). Sie sind kugelig, am Scheitel abgerundet und stehen terminal, einzeln in racemöser Anordnung. Ihre Wand ist glatt und frei von Tüpfeln. Die kugeligen, exzentrischen Oosporen, meist 25, selten 24 oder 28,5 μ groß, sind zu 8, oder sehr häufig zu 10—15 und mehr ausgebildet und füllen den Innenraum des Oogoniums + an. Die Antheridien, deren Befruchtungsschläuche gut sichtbar sind, umspinnen das Oogonium stark. Sie stehen am Ende oft reich verzweigter und gekrümmter 8—10 μ dicker Nebenäste, die zu mehreren bis vielen an die Oogonien herantreten und von den oogonientragenden Fäden entspringen.

Fundorte: 7. Sept. Oberhalb Elsaßhausen. Feuchte Erde mit Graswurzeln.

3. Nov. Münchhausen, sumpfige, schwach moorige Wiese. Erde, Moosreste, Graswurzeln vom Rande eines Grabens.

***Achlya Orion*** Coker and Couch. Journ. E. Mitchell Sci. Soc. 36, 100, 1920. Co. S. 112.

Die zierlichen, langen, welligen, in alten Kulturen reichlich verzweigten Hyphen sind durchschnittlich nur 8—25 μ dick. Zoosporangien endständig, zylindrisch. Die kugeligen, ungetüpfelten Oogonien haben einen Durchmesser von 25—60 μ. Sie stehen in traubiger Anordnung am Ende sehr verschieden langer, auffallend unregelmäßig gebogener und gedrehter 8—12 μ dicker Oogonienstiele. Die exzentrischen, zu 1—8 ausgebildeten runden oder ellipsoidischen Oosporen sind 25—40 μ groß und füllen i. a. das Oogonium nicht ganz aus. Die Antheridien entspringen selten von fremden Hyphen, meist vom Oogoniumstiel.

Fig. 9. *Achlya Orion*. Ausschnitte aus verschiedenen Hyphen, unreife Oogonien. Links ein solches mit einem diklinen Antheridium. 100×.

Fundorte: 1. Sept. Aus den Lahnbergen, hinter Elsaßhausen. Moosreste. Erde.

20. März. Wannkopf. Von verschiedenen feuchten Stellen, auf Pflanzenresten.

***Achlya flagellata*** Coker. Co. S. 116.

Hyphen kräftig, vom Substrat abstehend, am Ende abgerundet. Mittlerer Durchmesser: 17—25, an der Basis 30—70 μ. Die nicht sehr zahlreich ausgebildeten Seitenzweige gehen etwa rechtwinklig von den Haupthyphen ab. Die Farbe der Pilzfäden ist hell bis bräunlich, an der Spitze hyalin-durchsichtig. Zoosporangien nach dem *Achlya*-Typ. Die Oogonien sitzen auf kurzen, geraden, meist kräftigen (Durchmesser 16 μ) und verhältnismäßig kurzen Seitenzweigen, die i. a. nicht die dreifache Länge des Oogoniendurchmessers erreichen. Oogonien kugelig, durchschnittlich 58,5, seltener 57, 67, 75 μ dick. Sie stehen einzeln in einer deutlichen Traube. Häufig schließen die Hyphen mit einem Oogonium ab. Oogonienwand glatt mit deutlich sichtbaren Tüpfeln und von schwach dunkler, etwas rötlich schillernder Farbe. Durchmesser der Oosporen selten 19, meist 25 μ. Zu 3—8 ausgebildet, füllen

sie zumeist den Innenraum des Oogoniums ± an. Ihre Membran ist deutlich und von schwach rötlicher Farbe. Die immer vorhandenen Antheridien stehen auf stark verzweigten Nebenästen androgynen und diklinen Ursprungs. Sie treten zu mehreren an das Oogon heran. Befruchtungsschläuche häufig gut sichtbar.

Fundort: 1. Nov. Burgwald: Moor. Grabenrand. Fichtenholz. Moos.

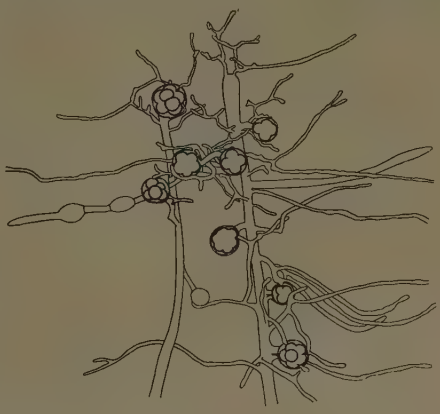


Fig. 10. *Achlya flagellata*. Übersichtsbild. 80 ×.

***Achlya imperfecta*** Coker. Co. S. 118. *Achlya de Baryana* var. *intermedia* Minden. Mi. S. 545.

Die Hyphen, die zumeist mit Zoosporangien oder etagenartig gekammerten Gemmen abschließen, enden stumpf mit etwas hellerer Zone. Durchmesser: Basis 67—117 μ, Mitte 59—75, Spitze 16—17 μ. Seitenzweige von derselben Beschaffenheit wie die Haupthyphen, auch wie diese oft mit Sporangien endend, die aber viel zierlicher sind. Das Plasma, von dunkelbrauner Farbe, erscheint im auffallenden Lichte milchig-weiß. Die in neuangesetzten Reinkulturen innerhalb von 24 Stunden in außerordentlicher Menge hervorgebrachten, endständigen Zoosporangien wechseln in ihrer Gestalt sehr. Von — selten gebildeten — einfachen, zylindrischen zu solchen, die mit großen, seitlichen Auswüchsen versehen den Eindruck eines „stark verzweigten" Sporangiums machen. Auch an den Gemmen, die leicht zu Zoosporangien werden, und dann im entleerten Zustande die Kammerung besonders deutlich erkennen lassen, treten solche seitlichen Auswüchse auf. Größenverhältnisse: Zoosporangien am Ende der Haupthyphen: z. B. 334 × 50, 393 × 38, 668 × 42—59 μ; Z. am Ende eines feinen Seitenzweiges z. B. 75 × 12,5 μ, seitlicher Auswuchs: z. B. 92 × 33,5 μ. Zoosporen, in den großen Sporangien zu mehreren Hunderten gebildet, etwa 11 μ dick. Sie keimen sehr leicht, oft schon vor der Mündung oder im Sporangium liegend (Aplanes-Typ). Der Boden der Kulturschalen war regelmäßig von zahlreichen Keimpflanzen bedeckt. Oogonienstiele 8—12,5 μ dick, von wechselnder Länge: ½, 1—3 mal so lang wie die Oogoniendurchmesser. Sie spreizen unter 90° oder einem etwas kleineren Winkel nach vorwärts von der Spitze ab, gerade oder schwach gekrümmt, an *A. polyandra* Hildebrand erinnernd. Unterhalb des Oogoniums ist der Stiel etwas breiter und wölbt sich gelegentlich in Form eines kleinen Zapfens in dieses vor. Die meisten Oogonien sind 50—58,5 μ dick. Kugelig, selten schwach birnenförmig, terminal, einzeln, in deutlich traubiger Anordnung. Ihre gut ausgebildete Wand ist glatt und frei von Tüpfeln. Die Oosporen, meist zu 5 oder 6, selten zu 4, 8 und 9 ausgebildet, sind kugelig oder auch durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet. Durchmesser: 20—24 μ. Sie sind mit einem auffallend großen, 13—15 μ messenden, exzentrischen Fettropfen versehen. Die oft weit von fremden Hyphen kommenden, 10 μ dicken, verzweigten Antheridien-

äste grenzen an ihrem Ende zylindrische Antheridien mit deutlichen Befruchtungsschläuchen ab. Meist treten mehrere Antheridienäste an ein Oogon; derselbe Antheridienast kann mehrere Oogonien versorgen.

Die Art, die zunächst auf Agar-Agar gezogen wurde, entwickelte, nachdem sie in Wasser übertragen war, zahlreiche, sich sehr fein aufteilende, spitz endigende Hyphenzweige, die einen Durchmesser von nur 4 μ hatten. Das Mycel erinnerte so stark an das von Mucor.

Fundorte: 17. Nov. Brungershausen: Mühlenbach, neben der Brücke, auf Erlenholz.

5. Dez. Oberhalb Wehrda: Sumpfiges, von einem Bach durchflossenes Gelände. Erde, Holzstückchen, Pflanzenreste.

*Achlya caroliniana* Coker. Bot. Gaz. 50, S. 381, 1910. Co. S. 122.

Die kräftigen, abstehenden, an der Spitze abgerundeten 50—25 μ dicken Hyphen sind nicht oder nur in Nähe der Zoosporangien schwach verzweigt. Die spindelförmigen, endständigen Zoosporangien sind ± nicht breiter als die Hyphen und haben z. B. folgende Größen: 418 × 33, 259 × 32 μ. Die Zoosporen sind 10 bis 11 μ dick. Der Oogonienstiel, durchschnittlich höchstens 3 mal so lang wie der Oogoniendurchmesser, ist gerade oder bogig gekrümmt, insbesondere dann, wenn von einem Hauptträger mehrere Oogonienstiele abzweigen. Oogonien: Durchmesser 30—42 μ. Kugelig oder häufig durch die Oosporen etwas gedehnt, ellipsoidisch. Sie stehen terminal, einzeln, racemös. Ihre tüpfelfreie Wand ist glatt oder vereinzelt mit einigen verschieden langen, zerstreut stehenden, stumpfkegeligen oder auch wohl unregelmäßig gestalteten, an der Spitze gekrümmten Stacheln versehen, die z. B. an einem Oogonium 4, 8 und 14 μ lang waren. Oosporen 16—25 μ groß, exzentrisch, zu 1—4 gebildet, besonders oft in der Einzahl. Antheridien kommen bei dieser Form nicht vor.

Fundort: 30. Sept. Heldrastein: Aus einer Pfütze, auf Pflanzenresten.

*Achlya apiculata* de Bary. Bot. Ztg. 46, S. 635, 1888. Co. S. 123, Mi. S. 546.

Durchmesser der ± unverzweigten, kräftigen Hyphen: 33,5, 40—60 μ. Zoosporangien vom normalen *Achlya*-Typ. Die birnenförmigen, sehr selten kugeligen Oogonien stehen an gekrümmten Stielen, die durchschnittlich $1^1/_2$—2 mal so lang wie der Oogoniendurchmesser werden. Größe der Oogonien: 104 × 75, 88 × 60, 75 × 64 μ. Sie stehen einzeln, in racemöser Anordnung und sind in ein langes, stumpf-kegelförmiges Spitzchen, das z. B. 10—17 μ lang und 8,3 μ breit ist, ausgezogen. Die Oogonienwand ist bei meiner Form nicht getüpfelt oder gefärbt, nach Apinis' Beschreibung schwach gelblich und mit hellen, an Tüpfel erinnernden Flecken versehen. Besonders oft 3 oder 4, selten 2, 5, 6 Oosporen, die nach Coker subzentrisch sind. Häufige Größen: 31—37,5 μ. Die stets vorhandenen Antheridien stehen auf spärlich verzweigten Nebenästen, die, teils vom Oogonienstiel, teils in seiner Nähe entspringen. Die Antheridien sind unregelmäßig zylindrisch und legen sich dem Oogonium von der Seite an. Ließ sich besonders gut kultivieren auf Erlenholz.

Fundort: Graben bei Elsaßhausen: Feuchte Erde, Gras, Moos. Zusammen mit *A. flagellata* und *Aphanomyces stellatus*.

*Achlya polyandra* Hildebrand. Jahrb. f. wiss. Botan. 6, S. 258, 1867. Co. S. 129, Mi. S. 541.

Die kräftigen, sehr langen, abstehenden und am Ende abgerundeten Hyphen sind an der Basis 92, 125 und mehr, in der Mitte 50—75 und an der Spitze 23 bis 42 μ dick. Sie werden nach oben zu allmählich schmaler. Nur wenige, den meisten Hyphen ganz fehlende, rechtwinklig abspreizende Seitenzweige. Das Plasma ist gleichmäßig kleinkörnig, dicht und von bräunlicher Farbe. Das Mycel erscheint dunkel im durchscheinenden, milchig im auffallenden Lichte. Die zahlreichen, endständigen Zoosporangien sind nicht breiter als die Hyphen und von langgestreckt-zylindrischer Form. Maße z. B.: 435 × 67, 829 × 59, 1045 × 59 μ. Erneuerung der Zoosporangien im Vergleich zu anderen *Achlya*-Arten nicht sehr stark. Die zahlreichen, oft zu mehreren Hunderten in einem Zoosporangium gebildeten, etwa 10 μ dicken Zoosporen werden durch eine kleine, spitzenständige Papille entleert. Die häufig in das Oogon vorspringenden, fast immer bogig gekrümmten oder hakig gebogenen Oogonienstiele wechseln in ihrer Länge, den Oogondurchmesser um das 1—1½- oder 3—4- oder mehrfache übertreffend. Oogonien kugelig oder selten schwach birnförmig, traubig angeordnet. Durchmesser: z. B. 50 bis 67 μ und mehr. Ihre Wand ist glatt und besitzt, abgesehen von den Durchtrittstellen für die Befruchtungsschläuche, keine Tüpfel. Die Oosporen, 18—25 μ dick und zu 4—6, 10 und mehr das Oogonium ± anfüllend, sind kugelförmig, selten etwas abgeplattet. Ihre Membran ist deutlich und gut ausgebildet, aber nicht auffallend gefärbt. Sehr großer, selten zwei kleinere exzentrisch gelegene Fettropfen. Nebenäste stets vorhanden und reich verzweigt. Sie entspringen, von gelegentlichen, seltenen Ausnahmen abgesehen, von den Oogonien tragenden Hyphen, sehr häufig auch vom Oogoniumträger selbst, treten zu mehreren an das Oogonium heran und legen sich ihm in verschiedener Weise an, oft so, daß sie es in 1 oder 2 Windungen umkreisen. Die Antheridien haben einen Durchmesser von 8—10 μ.

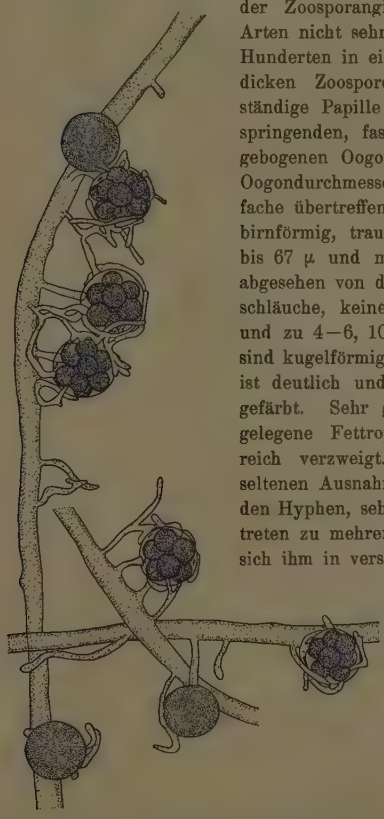


Fig. 11. *Achlya conspicua*. Übersichtsbild. 135 ×.

Fundorte: 3. Nov. Burgwald. Zufluß zu den ersten Teichen. Erde mit Vaucheria. Münchhausen: Moorige Wiese. Aus einem Graben. Erde und Pflanzenreste.

*Achlya conspicua* Coker. Co. S. 131.

Die spitz endigenden, zierlichen Hyphen sind schwach verzweigt. Die Seitenzweige spreizen etwa rechtwinklig ab. Von bräunlich heller Farbe und vereinzelt mit kleineren und größeren Fettröpfchen. Hyphendicke an der Basis 25—35, in der Mitte etwa 18, an der

Spitze 12—8 μ. Zoosporangien reichlich gebildet, in der Form sehr wechselnd. Die Oogonien haben einen Durchmesser von 65—99, sehr häufig 68—75 μ. Sie sind kugelig, am Scheitel abgerundet und stehen terminal einzeln, in deutlich traubiger Anordnung. Ihre gut ausgebildete Wand ist glatt und mit verschieden großen Tüpfeln versehen, die aber bei den einzelnen Oogonien nicht immer gleich gut sichtbar sind. Der etwa 10 μ dicke Oogoniumstiel ist gerade und verhältnismäßig kurz, nicht bis zur dreifachen Länge des Oogoniums, in den meisten Fällen kaum so lang wie dieses. Selten springt der Oogonienträger, der sich an seinem oberen Ende stark verbreitert, etwas in das Oogonium vor. Oosporen 25, seltener 27 μ dick. Sie füllen den Innenraum des Oogoniums ± an und sind nur in vereinzelten Fällen zu wenigen (z. B. 5), meist zu 7—13 und mehr ausgebildet. Mit auffallend großem, exzentrisch gelegenem Öltropfen. Antheridien stets vorhanden auf Nebenästen, die von derselben Hyphe, meist in unmittelbarer Nähe der Oogoniumstiele, aber nur selten von diesen selbst entspringen. Gelegentlich, besonders dann, wenn zwei Hyphen sich kreuzen, werden auch Nebenäste diklinen Ursprungs beobachtet. Die verzweigten Nebenäste treten zu mehreren an die Oogonien heran.

Fundort: 1. Nov. Burgwald. Moor. Von verschiedenen Stellen, Erde, Moos-, Grasreste. Fichtenholz.

*Achlya dubia* Coker. Co. S. 135.

Das Mycel, das aus zierlichen, am Ende abgerundeten Hyphen, die durchschnittlich 17—50 μ dick sind, gebildet wird, nimmt nur einen kleinen Raum ein. Die terminalen, mit spitzenständiger Entleerungspapille versehenen Zoosporangien sind zylindrisch und i. a. nicht breiter als die Hyphen. Maße z. B.: 167 × 33, 125 × 38, 84 × 25 μ. Erneuerung durch Übergipfelung, aber im Vergleich zu anderen *Achlya*-Arten nur schwach. Sporen 10—11 μ dick. Die Oogonien sind kugelig und an kurzen Seitenzweigen, die höchstens das $1^1/_2$fache des Oogondurchmessers erreichen, traubig angeordnet. Wand glatt und ohne Tüpfel. Oogondurchmesser: 30—50 μ. Die zu 1—4 (häufig zu 1) ausgebildeten Oosporen 24, 26 μ dick, mit zahlreichen Öltropfen, die auch in den Oogonien erkennbar sind. Zylindrische Antheridien stets vorhanden. Sie stehen an Nebenästen, die von fremden Hyphen kommen oder ganz selten einmal androgynen Ursprungs sind. Diese Form wurde nur einmal von mir gefunden:

1. Dez. Im oberen Kernbach, auf Erlenholz. Nur kurze Zeit in Kultur. Das für *Achlya dubia* vom Autor als charakteristisch angegebene Verhalten der Zoosporangien, teils wie *Achlya*, teils wie *Thraustotheca* die Sporen zu entlassen, wurde von mir nicht beobachtet. Ich kann daher die von mir gefundene Form nur mit Vorbehalt als *Achlya dubia* bezeichnen, obgleich sie sonst dieser Spezies am nächsten steht.

*Aphanomyces scaber* de Bary. Jahrb. f. wiss. Botan. 2, S. 178, 1860. Co. S. 163. Mi. S. 559.

Hyphen zierlich, am Ende abgerundet. Durchmesser: 5—8,4 μ. Die etwa im rechten Winkel von den Haupthyphen abspreizenden Seitenzweige sind wie diese beschaffen und auch von gleicher Dicke. Das Plasma ist von heller, glasartig durchsichtiger Farbe. Zoosporangien von der Form der Hyphen. Die zu vielen (etwa 100) in einer Reihe entstehenden Zoosporen haben, nachdem sie sich vor der Mündung des Sporangiums in einer Hohlkugel angesammelt haben, einen Durchmesser

von 8—10 μ. Die terminal, einzeln, am Ende der kurzen Seitenzweige stehenden oder auch den Abschluß der Haupthyphen bildenden, kugeligen Oogonien sind 16 bis 25, besonders häufig 23,6 μ dick. Ihre tüpfelfreie Wand ist mit kleinen, warzenförmigen Ausstülpungen bedeckt, die jedoch einer ganzen Anzahl von Oogonien fehlen. Die immer nur in der Einzahl ausgebildeten, zentrisch liegenden Eizellen haben, je nach der Größe des Oogoniums, einen Durchmesser von 16—20 μ und besitzen einen auffallend großen, exzentrischen Fettropfen. Die etwa nur bei der Hälfte der Oogonien ausgebildeten Antheridien stehen am Ende kurzer Nebenäste, die ihren Ursprung von derselben Hyphe oder von anderen Fäden nehmen. Sie legen sich, meist zu mehreren, dem Oogonium von der Seite an und sind etwa 6 μ dick.

Fundorte: 17. Nov. Kernbachgebiet: Verschiedene Stellen, auf Erlenholz.

24. März. Teich des Botanischen Gartens, auf Holz, zusammen mit *A. racemosa* und *Apodachlya pirifera*.

***Aphanomyces laevis*** de Bary. Jahrb. f. wiss. Botan. 2, S. 179, 1860. Co. S. 161. Mi. S. 558.

Mit fehlenden, oder sehr kurzen, „dorn"artigen Verzweigungen. Sonst in der vegetativen Beschaffenheit wie *Aph. scaber*. Die etwa 25—33 μ dicken Oogonien sind glattwandig, tüpfellos und immer, im Gegensatz zu *Aph. scaber*, von zahlreichen Antheridien krallenartig umsponnen. Herkunft der Nebenäste wie bei *Aph. scaber*. Oosporen in der Einzahl und etwa von derselben Größe wie die Oogonien. Am häufigsten von allen *Aphanomyces*-Arten, besonders oft in mit Wasserpflanzen bewachsenen Aquarien gefunden.

Weitere Fundorte: An feuchten Stellen der Lahnberge; im Gebiet von Spiegelslust, auf Pflanzenresten. Unter *Sphagnum*.

15. April. Teich des Botanischen Gartens, auf einem toten Fisch.

30. Sept. Sababurg, Bach, Erlenholz. Heldrastein. Pfütze, Pflanzenreste, Erde, Kiefernnadeln.

***Aphanomyces stellatus*** de Bary. Jahrb. f. wiss. Bot. **2**, S. 178, 1860. Co. S. 163, Mi. S. 560.

In der vegetativen Beschaffenheit wie vorige Art. Die 25—28 μ großen Oogonien stehen am Ende meist gekrümmter, in ihrer Länge wechselnder, dünner Seitenzweige. Oogonienmembran mit zahlreichen, etwa 5 μ langen, stumpfkegeligen Stacheln dicht besetzt. Die eine Oospore ist 16—23 μ groß. Die keulenförmigen Antheridien stehen am Ende gekrümmter Nebenäste. Ursprung der Nebenäste wie bei *Aphanomyces laevis*.

Fundorte: 7. Sept. In einem Graben, oberhalb Elsaßhausen, Erde, Gras- und Moosreste. Von einer mit *Lycopodium annotinum* bewachsenen feuchten Stelle in den Lahnbergen, hinter Kobes Teichen. Feuchte Erde und unter Moosen.

***Aphanomyces norvegicus*** Wille. Videnskab. Ser. I, Math.-naturw. Klasse, 1899. Co. S. 168, Mi. S. 560.

Lebt parasitisch in Spirogyren. Die hellen, geraden Haupthyphen, 8—17 μ im Durchmesser, wachsen im Inneren der Algen meist neben den Längswänden unter Durchbohrung der Quermembranen von Zelle zu Zelle. Sie geben während ihres Verlaufs zahlreiche, senkrecht abspreizende, 8—10 μ dicke Seitenzweige ab, die entweder als Haustorialorgane in das Chromatophor wachsen und dort enden, oder, wie die Haupthyphen, von Zelle zu Zelle ziehen, oder an kurzen meist 8—10 μ dicken

oft gekrümmten Zweigen die Oogonien tragen. Die Haupt- wie die Seitenachsen wachsen zu anderen Algenfäden. Diese extramatrikalen Hyphen, die hier und da rechtwinklig abspreizende Seitenzweige abgeben, können auf der Suche nach neuen Wirten langfädig werden. In der Nähe anderer Spirogyren teilen sie sich oft stark büschelig auf und dringen, gelegentlich auch schwach windend, in die Algenfäden ein, wo sie wieder ein intramatrikales Hyphensystem bilden. Zoosporangien wurden von mir nicht beobachtet. Die kugeligen Oogonien haben einen Durchmesser von 36—50 μ. Sie stehen einzeln, selten — im Inneren der Algenzellen — büschelig gehäuft am Ende kurzer Nebenäste, die etwa zu gleichen Teilen dem extra- und intramatrikalen Hyphensystem angehören. Die Oogonmembran ist dick, gelbbraun, tüpfellos und mit stumpfkegelförmigen, 6—8 μ langen Stacheln dicht besetzt. Die eine runde, unreif auffallend tiefbraun gefärbte, reif mit großem, exzentrisch gelegenen Fetttropfen versehene Oospore füllt den Innenraum des Oogoniums nicht ganz an. Oosporendurchmesser: 28 bis 34 μ. Die keulenförmigen oder zylindrischen 8—10 μ dicken Antheridien, zu 1—3 sich dem Oogonium seitlich anlegend, stehen am Ende von 5—7 μ dicken Nebenästen, die regelmäßig von fremden, meist benachbarten Hyphen entspringen. Der Antheridienträger windet sich oft in mehreren Schraubenlinien um den Oogonienstiel.

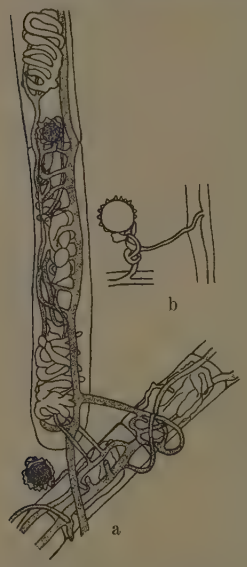



Fig. 12. *Aphanomyces norvegicus*. a Übersichtsbild. b Oogonium mit einem sich um den Oogonienstiel windenden Antheridiennebenast. 80 ×.

Die von mir gefundene Form steht mit ihren Eigenschaften zwischen *A. phycophilus* und *A. norvegicus*. nähert sich aber m. E. dem letzteren am meisten.

Fundorte: Von Prof. Claußen früher öfter in unserem Gebiet gefunden; von mir auch in einer Torfgrube des Salzmoores bei Bergen, Kreis Celle.

***Dictyuchus monosporus*** Leitgeb. Jahrb. f. wiss. Bot. 7, S. 357, 1870. Co. S. 156, Mi. S. 566.

Die Hyphen, die an der Spitze abgerundet sind, erinnern an *Achlya*. Durchmesser: 20—51 μ. Von der gleichen Dicke sind die 290—850 μ langen, leicht abbrechenden, typisch sympodial angeordneten Zoosporangien. Die 9—12 μ messenden Zoosporen werden selten in einer Reihe, meist zu 2, 3 oder mehreren, nebeneinanderliegend, ausgebildet. Die 25—38 μ großen, runden, oder seltener etwas länglichen Oogonien, sind an langen, geraden oder gekrümmten, 7—11 μ dicken Zweigen traubig angeordnet. Oogonmembran: dick, tüpfellos, mit geriefelter Oberfläche. Die eine, 25—32 μ große Oospore füllt das Oogonium mehr oder weniger ganz aus. Kugelig, mit großem, nicht immer genau zentrisch liegenden Fetttropfen. Ihre glatte, sehr dicke Wand hat einen etwas rötlich-bläulichen Schimmer. Die verzweigten Nebenäste kommen von fremden Hyphen. Ihre großen Antheridien, die etwa die Form eines eingekrümmten Fingers haben, legen sich meist zu mehreren dem Oogonium seitlich an.

Fundorte: 7. Sept. Von verschiedenen feuchten Stellen in den Lahnbergen.

24. Sept. Lollar. Aus der alten Lahn, von verschiedenen Stellen. Pflanzenreste. Schlamm.

13. Okt. Halsdorf, aus der Wohra, auf Erlenholz.

***Dictyuchus sterilis*** Coker. Co. S. 151.

Erinnert sehr an *Dict. mon.* Durchmesser der Hyphen: 17—60 μ. Nach der Spitze zu allmählich schmaler werdend und fast immer mit Zoosporangien abschließend Die Länge der in außerordentlicher Menge ausgebildeten Zoosporangien wechselt sehr; häufig wurden 250—580 μ gemessen. Sie haben etwa die Breite der Hyphen in ihrem mittleren Verlaufe und sind zumeist in ihrem oberen Drittel etwas dicker. Durch Übergipfelung erneuert, rücken sie an alten Mycelien, wenn das Streckungswachstum der Hyphen nachläßt, näher zusammen. In alten Kulturen findet man neben den langgestreckt zylindrischen Zoosporangien auch solche anderer Form: z. B. gedrehte oder gekrümmte. Sie fallen sehr leicht ab und bedecken oft den Boden des Gefäßes zu Hunderten. Zoosporen wie bei *Dict. mon.* Sehr häufig wurde beobachtet, daß, insbesondere in alten Kulturen, die Sporen nach dem *Aplanes*-Typ keimten.

*Dict. sterilis*, dessen Heterothallie Couch nachgewiesen hat, ist in unserem Gebiet einer der häufigsten Wasserpilze, trat aber zumeist nur in alten Rohkulturen — oft nach Monaten — deutlich in Erscheinung. Sehr häufig in der Lahn gefunden.

Weitere Fundorte: 15. April. Teich des Botanischen Gartens. Auf einem toten Fisch.

22. Sept. Lollar. Alte Lahn, Pflanzenreste.

24. Sept. Ebendort. Von anderen Stellen.

28. Sept. Botanischer Garten. Victoria-regia-Haus. Auf ausgelegten Ködern, zusammen mit *Aphan. laevis.*

30. Sept. Sababurg, Bach, Erlenholz, zusammen mit *Achl. flag., Sapr. monoica.*

13. Okt. Halsdorf. Erlenholz aus der Wohra. Auf dem Wege nach Liescheid, Graben in einem Mischwalde, auf Pappelholz.

2. Nov. Botanischer Garten, Teich. Auf Ködern.

3. Nov. Münchhausen, auf Erlenholz. Christenberg, auf Fichtenholz. Bahnhof Münchhausen, Graben, auf einem im Wasser liegenden Apfel.

***Thraustotheca clavata*** (de Bary) Humphrey. Trans. Am. Phil. Soc. **17**, S. 131, 1892 (93). Co. S. 148, Mi. S. 571.

Die kräftigen, steifen, am Ende abgerundeten, hell-dunkelbraunen Hyphen haben einen Durchmesser von 33—84 μ und mehr. Die Seitenzweige, die im rechten Winkel oder sehr häufig unter Gabelung von den Haupthyphen abzweigen, sind ebenso wie die Gametangien tragenden Hyphen dünner: 21—25 μ. Die Zoosporangien, wesentlich breiter als die Hyphen, sind keulen- bis kugelförmig und zeigen z. B. folgende Größenverhältnisse: 309 × 92, 234 × 34, 117 × 92 μ. Sie stehen zumeist einzeln am Ende der Hyphen und werden durch Übergipfelung erneuert. Die zu vielen erzeugten, etwa 12 μ dicken Zoosporen werden frei durch Zerfallen der Sporangiumwand. Sie haben zwei seitlich inserierte Geißeln, ihre Bewegungen sind auffallend langsam und plump. Die kugeligen Oogonien, Durchmesser 42—50 μ, sind auf meist geraden, langen, 10—12 μ dicken Oogonienstielen traubig angeordnet. Wand glatt und ohne deutliche Tüpfelung. Die runden, das Oogonium ± anfüllenden, 16—20 μ dicken Oosporen, finden sich besonders häufig zu 6, aber auch

zu 3, 4 und 8. Die sich dem Oogonium locker anlegenden, zylindrischen oder unregelmäßig gelappten Antheridien stehen am Ende reich verzweigter und sich windender Nebenäste, die zumeist von fremden Hyphen entspringen und zum Teil neben den Antheridien auch Oogonien tragen. Gut wüchsig auf Höhnkschem Nähragar und auf Hanfsamen leicht zu ziehen. Die Form, über die nur selten berichtet worden ist, scheint in unserem Gebiet in erdigen Substraten häufiger vorzukommen.

Fundorte: 13. Okt. Halsdorf. Von einem stark mit Erde verschmutzten Erlenzweig aus der Wohra. Gedieh auf Hanfsamen so gut, daß schon nach wenigen Tagen Reinkultur fast jede Hyphe mit Zoosporangien abschloß.

3. Nov. Christenberg. Auf stark erdigen Holzstücken vom Ufer der Fischteiche und ihrer Zuflußgräben.

17. Nov. Rimberggebiet. Aufstieg von Brungershausen. Sumpfige Wiese mit einem austrocknenden Bach, Erde, mit Vaucheria und Lebermoosen bewachsen. Von verschiedenen Stellen bei Caldern. Erde und Erlenholz vom Ufer des Kernbachs und anderen Wiesengräben.

Fig. 13. *Thraustotheca clavata*. a Ende einer Sporangien tragenden Haupthyphe. 70 ×. b Zwei Seitenzweige mit Gametangien. 110 ×.

***Thraustotheca* sp.**

Die steif abstehenden, starren, derben Hyphen sind an der Basis z. B. 67 und mehr μ dick. Sie laufen allmählich fein aus, enden aber immer mit abgerundeter Spitze. Viele werden am Ende auffallend breit. Von hier nehmen durch Gabelung 2 oder meist mehrere Hyphen ihren Ursprung. Auch sie sind (z. B. 25—35 μ dick) von derber Zylinderform. Dieser Vorgang wiederholt sich noch öfter, so, daß mehrere Hyphenwirtel etagenartig übereinander stehen. Viele Fäden, insbesondere kürzere, etwa rechtwinklig abspreizende Seitenzweige enden mit Reproduktionsorganen oder dunkelbraunen, eiförmigen oder kugeligen, gelegentlich auch interkalar stehenden Gemmen. Die Zoosporangien sind breiter als die Hyphen, keulig oder zylindrisch von wechselnder Länge, z. B. 134×25, 184 × 32, 51 × 17 μ. Die in kleinen Zoosporangien nur zu wenigen, in größeren zu vielen in 2—4 Reihen nebeneinander erzeugten Zoosporen sind meist 10 aber auch bis zu 17 μ groß. Ihre Form wechselt je nach ihrer Lage im Sporangium: kugelig, eiförmig, quaderartig oder auch unregelmäßig eckig. Oft ist eine große, meist

exzentrisch liegende Vakuole sichtbar. Die Zoosporen, die in der für *Thraustotheca* charakteristischen Weise durch Zerfall der Sporangienwände frei werden, sind von sehr träger, plumper Bewegung. Die Oogonien sind traubig angeordnet auf Trägern, die in Form und Länge sehr wechseln: oft gekrümmt, gebogen oder geschlängelt,

Fig. 14. *Thraustotheca* sp. Übersichtsbild. 120 ×.

sehr lang oder kurz und gedrungen. Durchmesser der Oogonien 16—30 μ. Kugelig, unregelmäßig kugelig oder eiförmig. Ihre deutliche, etwas dunkle Wand ist glatt und frei von Tüpfeln. Die immer nur einzeln vorhandenen, exzentrischen Oosporen haben etwa die Größe des betreffenden Oogoniums. Die — bei vielen Oogonien fehlenden — Antheridien stehen am Ende kurzer Tragzweige, die entweder neben dem Oogonienstiel oder noch häufiger unmittelbar unter dem Oogonium entspringen. Die Antheridien, 8—10 μ dick, sind von gedrungener, keulenförmiger Gestalt. Sie treten

einzeln oder zu mehreren an die Oogonien heran und legen sich ihnen seitlich locker an oder umwachsen sie dicht.

Diese interessante Form konnte ich noch nicht bestimmen, da es mir nicht möglich war, die (amerikanische) Spezialliteratur zu beschaffen. Ich vermute, daß es sich um die 1926 von Coker and Braxton aufgestellte, boden-besiedelnde *Thraustotheca unisperma* handelt, die bislang in Europa noch nicht nachgewiesen wurde.

Fig. 15. *Thraustotheca* sp. a Übersichtsbild über eine Hyphe. Rechts Basalstück. b Endständiges Zoosporangium. c Ende einer Hyphe. 95 ×.

***Aplanes Braunii*** de Bary. Bot. Ztg., S. 650, 1888 = *Aplanes androgynus* (Archer) Humphrey. Trans. Am. Phil. Soc. 17, S. 134, 1892 (93). Co. S. 77, Mi. S. 573.

Die kräftigen, langen Hyphen sind, sofern sie nicht mit Oogonien abschließen, am Ende schwach zugespitzt und plasmaärmer, selten an der Spitze etwas eingekrümmt. Durchmesser der Hyphen: 21—40 μ. Verzweigung gabelig oder die Seitenzweige (z. B. 17 μ dick) entspringen nahezu in einem rechten Winkel von der Hauptachse. Sporangien, die bei den *Aplanes*-Arten nur sehr schwer und spärlich gebildet werden, wurden von mir nicht beobachtet.

Die zahlreich ausgebildeten Oogonien sind sowohl endständig als auch interkalar. Sie sind zumeist keulenförmig, und, wenn sie den Abschluß der Hyphe bilden, in eine deutliche Spitze ausgezogen. Daneben finden sich aber auch annähernd kugelförmige Oogonien. Nur sehr selten einzeln, meist zu mehreren, kettenartig hintereinander. Wand deutlich, mit zahlreichen, großen Tüpfeln. Maße: Endständige Oogonien (mit Spitzchen gemessen): z. B. 234 × 125,5, 150,5 × 84, 59 × 63 μ, interkalare: z. B. 242 × 75, 159,5 × 67, 100 × 58 μ. Die gelb-bräunlichen Oosporen haben alle an-

nähernd dieselbe Größe von 25 μ, selten weniger, 23 oder mehr, z. B. 27 μ. Meist zu 20—40 und mehr, dicht übereinander gepackt, den Innenraum des Oogoniums ganz ausfüllend. Antheridien sind reichlich entwickelt: dick, keulenförmig und am Ende von Nebenästen, die sich schraubig, einem Parasiten ähnlich, um das Oogonium winden und ihren Ursprung von der Oogonien tragenden Hyphe nehmen, in unmittelbarer Nähe des Oogoniums oder auch an seiner Wand selbst entspringend. Durchmesser der Nebenäste: etwa 8—10 μ.

Über diese Form ist selten berichtet worden. Bislang nur aus Mooren bekannt.

Fundort: 3. Nov. Burgwald; moorige Wiese, vom Rande eines Grabens (verschiedene Stellen). Erde, Moos-, Gras-, Holzreste.

Zusammen mit *Aplanes Braunii* fand sich der nur sehr selten beschriebene

Fig. 16. *Aplanes Braunii*. Übersichtsbild über eine Hyphe. Links unten Basis. 120 ×.

*Aplanes Treleaseanus* (Humphrey) n. comb. Coker. Co. S. 79 = *Saprolegnia monoica* var. *turfosa* Minden. Mi. S. 516.

Die 1,5—2,5 cm langen, sehr zierlichen, schwach verzweigten Hyphen sind durchschnittlich 12—17 μ, an der Basis 30 μ und mehr dick. Sie werden ganz allmählich schmaler und enden stumpf mit heller Spitze. Die jungen Hyphen sind von brauner, die älteren von blasser Farbe, vereinzelt mit auffallenden Öltropfen. Ihre Wände sind normal, in Übereinstimmung mit Cokers Beschreibung nicht auffallend dick. In der Rohkultur waren zahlreiche, hintereinander in Ketten stehende Gemmen ausgebildet, die jedoch in Reinkultur auf Hanfsamen nicht wieder auftraten. Obgleich die Pflanze mehrere Monate hindurch von mir gezogen und beobachtet wurde, konnte ich doch nur drei Sporangien feststellen: In Rohkultur ein entleertes, endständiges, von der Breite der Hyphen und etwa 150 μ lang. Die Art und Weise seiner Erneuerung war nicht mehr zu erkennen — und ein interkalares, mit seitlicher Entleerungspapille. In einer Reinkultur fand sich ein endständiges, 440 μ langes,

Fig. 17. *Aplanes Treleaseanus*. Übersichtsbild über eine Hyphe. Links unten Basis. 125 ×.

25 μ breites, zylindrisches Sporangium, dessen etwa 15—16 μ dicke Sporen vor ihm, wie bei *Achlya*, in Form einer Hohlkugel lagen und zum größten Teil bereits in Keimung begriffen waren. Der 8—13 μ breite Oogoniumstiel ist meist auffallend kurz: $^1/_3$—$^1/_2$ des Oogoniumdurchmessers. Ganz selten wurden längere Oogonienträger beobachtet. In einem Falle ein solcher, der etwa doppelt so lang wie das Oogonium war. Die kugeligen Oogonien — nur ganz selten finden sich längliche oder solche mit einem kleinen Auswuchs — haben einen Durchmesser von 43—84 μ. Sie stehen terminal, einzeln, in deutlich traubiger Anordnung, sehr selten bildet ein Oogonium den Abschluß einer Haupthyphe. Die Oogonienwand ist dick, 3—5 μ, mit sehr deutlichen, gut ausgebildeten Tüpfeln, aber nicht wie bei v. Mindens Form, von gelblicher Farbe. Die in kleinen, meist zu 4, in mittleren zu 8—14, und in den vorwiegend vorhandenen, großen Oogonien, zu 20, 30 und mehr ausgebildeten Oosporen sind selten 18 oder 28, besonders häufig 21—25 μ dick. Sie sind von einer deutlichen Membran umkleidet, meist rund oder durch gegenseitigen Druck etwas deformiert und füllen den Innenraum des Oogoniums vollständig aus. Antheridien, etwa 10 μ dick, sind immer vorhanden. Sie legen sich dem Oogonium von der Seite an und stehen am Ende kurzer Nebenäste, die für gewöhnlich zu zweien, ähnlich wie bei *Achlya racemosa*, an das Oogonium henkelartig herantreten, ihren Ursprung meist unmittelbar unter dem Oogonium nehmend oder, seltener, unmittelbar neben dem Oogoniumstiele entspringend.

Beide *Aplanes*-Arten waren auf Höhnkschem Nähragar und in Wasserkultur auf Hanfsamen gut zu ziehen.

***Geolegnia inflata*** Coker and Harvey. Journal of the Elisha Mitchell Society, **41**, Nos. 1 u. 2, 1925.

Die zierlichen, nur 5—11 μ dicken Hyphen laufen sehr fein aus, enden aber stumpf. Die oft reichlich entwickelten, feinen Seitenzweige entspringen häufig vom Ende viel breiterer Hyphen. Ein dichtes, mattenartiges Mycelium (cf. die Beschreibung des Autors) wurde jedoch nur einmal in schwacher Ausbildung auf einem der Rohkultur zugesetzten Hanfsamen beobachtet, verlor sich aber nach Übertragung des Köders in Wasser vollständig und trat auch in Reinkultur nicht wieder auf. Die den Abschluß der Hyphen bildenden, fadenförmigen, während der Sporenbildung perlschnurartigen Sporangien wechselten bei meiner Form in der Länge sehr, waren jedoch immer verhältnismäßig kurz. Die in ihnen zu wenigen, in einer Reihe hintereinanderliegenden, runden oder länglichen, schwach grünlichen, unbeweglichen Sporen, werden wie bei *Thraustotheca* frei durch Zerfall der Sporangienwand. Größenverhältnisse: 16—20 für die runden, 25 × 15 oder 24 × 12,5 μ für die eiförmigen. Die erst einige Tage nach der Sporangienbildung üppig in Erscheinung tretenden Oogonien stehen am Ende sehr zarter, oft nur 2,5 μ dicker, sehr verschieden langer Seitenzweige. Meist lang und unregelmäßig hin- und hergebogen, finden sich auch solche, die so kurz sind, daß die Oogonien fast sitzend erscheinen. Die Oogonien sind rund, oder selten schwach eiförmig, ungetüpfelt und auffallend klein: 12—17 μ, besonders häufig 15,4 μ. Die den Innenraum des Oogoniums ganz ausfüllenden, immer nur in der Einzahl gebildeten Oosporen sind besonders häufig 14 μ dick. Sie sind rund und besitzen einen sehr großen, exzentrisch gelegenen Fettropfen. Die nicht immer ausgebildeten Antheridien entspringen

unmittelbar unter dem Oogon. Die Pflanze ließ sich auf Hanfsamen gut züchten und florierte besonders dann, wenn sich nur wenig Wasser in der Petrischale befand.

Fundort: 9. Dez. Erde vom Ufer des Erlenbaches bei Caldern.

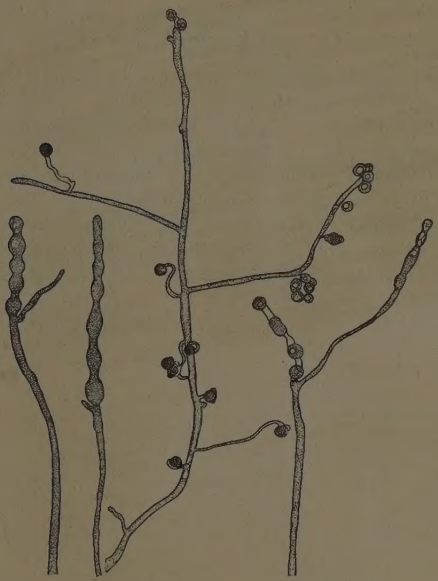


Fig. 18. *Geolegnia inflata.* Mitte: Übersichtsbild über eine Hyphe. Links und rechts: Drei verschiedene Stadien der Sporangiumentwicklung. 100 ×.

***Leptomitus lacteus*** (Roth) Agardh. Sylloge Algarum, 1824. Co. S. 170. Mi. S. 582.

Fundorte: 25. Okt. Münchhausen. Zufluß zu den ersten Teichen.

6. Nov. Burgwald. Bach oberhalb der Fischteiche.

Außerdem: Abflußgraben bei der Chirurgischen Klinik, Marburg.

***Apodachlya pirifera*** Zopf, Nova acta Acad. Leop., 1888. Mi. S. 585.

Häufig gefunden z. B.: 22. Sept. Lollar. Alte Lahn, Pflanzenreste.

17. Nov. Caldern. Erlenbach, mit *Geolegnia inflata.*

10. Dez. Wehrshausen. Teich, auf Holz, zusammen mit *Saprolegnia monoica, Achlya radiosa, Dictyuchus sterilis.*

15. Febr. Botanischer Garten. Teich, auf Holz mit *Achlya racemosa* und *Aphanomyces scaber.*

***Sapromyces Reinschii*** Fritsch. Oestr. bot. Ztschr., 1893. Co. S. 176, Mi. S. 589.

Fundorte: 14. Okt. Wannkopf, Tümpel, auf Kiefernnadeln.

1. April. Wannkopf, feuchte Stelle, auf Kiefernnadeln.

An demselben Standort fand sich
***Pythiomorpha undulata*** (Petersen) Apinis. Apinis, S. 234.

Außerdem von mir auch gefunden auf Erlenholz in einem Graben des Dageförder Bruches bei Bergen, Kreis Celle.

## Literatur.

Apinis, Arv.: Untersuchungen über die in Lettland gefundenen Saprolegniaceen nebst Bemerkungen über andere Wasserpilze. Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis **4** (1929). — Coker, W. C.: The Saprolegniaceae with notes on other water molds. Univ. of North Carolina Press, 1923. — Höhnk, W.: Saprolegniales und Monoblepharidales aus der Umgebung Bremens, mit besonderer Berücksichtigung der Oekologie der Saprolegniaceae. Abh. Nat. Ver. Bremen, **29**, Heft 3/4, S. 207 (1934/35). — Derselbe: Zur Cytologie der Oogon- und Eientwicklung bei *Saprolegnia ferax* (Gruith) Thuret. Ebenda, S. 308. — v. Minden, M.: IV. Reihe: „Saprolegniineae" in Bd. V der „Kryptogamenflora der Mark Brandenburg", 1915.

In diesen Schriften ist die weitere auf Saprolegniaceen bezügliche Literatur aufgeführt.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

*Verlag von Gustav Fischer in Jena*

# Mikrochemie der Pflanze

Von

**Dr. Hans Molisch**

o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiolog. Instituts an der Univers. Wien

**Dritte, neubearbeitete Auflage**

**Mit 135 Abbildungen im Text**

XII, 438 S. gr. 8° 1923 Rmk 8.—, geb. 10.—*

Inhalt: A. **Allgemeiner Teil.** Einleitung. 1. Licht- und Schattenseiten der Mikrochemie. 2. Ergebnisse der Mikrochemie in ihrer Bedeutung für die Anatomie, Physiologie und Systematik der Pflanze. / Methodik. 1. Instrumente und Utensilien. 2. Reagentien. 3. Die Herstellung eines mikroskopischen Präparates. 4. Beachtenswerte Winke. 5. Borodins Methode. 6. Über den Nachweis der alkalischen und sauren Reaktion des Zellinhaltes und seiner Teile. 7. Die Mikrosublimation. 8. Fluoreszens. 9. Das polarisierte Licht. — B. **Spezieller Teil.** I. Anorganischer Teil. a) Kationen. b) Anionen. c) Sauerstoff. / II. Organischer Teil. a) Fettreihe. 1. Alkohole. 2. Säuren. 3. Fette. 4. Wachs. 5. Trichomsekrete. 6. Kohlehydrate. 7. Schwefelverbindungen. b) Aromatische Reihe. 1. Phenole. 2. Säuren. 3. Aldehyde. 4. Chinone. 5. Terpene, Harze und Kautschuk. 6. Gerbstoffe. 7. Glykoside. 8. Pflanzenfarbstoffe: Flechtensäuren und Flechtenfarbstoffe. Pilzfarbstoffe. Gelbe und rote Farbstoffe der Phanerogamen aus der Xanthon-, Flavon- und Anthraceengruppe. Indolderivate. Farbstoffe der Chromatophoren. Anthrocyane und andere Farbstoffe. 9. Alkaloide. 10. Eiweißkörper. 11. Fermente. / III. a) Die Zellhaut. 1. Die Zellulosegruppe. 2. Chitin. 3. Verholzte Membranen. 4. Verkorkte Membranen und die Kutikula. 5. Gummi und Schleime. 6. Pektinstoffe. 7. Callose. 8. Phytomelane. b) Einschlüsse des Kerns, Plasmas und des Zellsaftes. 1. Eiweißkristalle im Kern. 2. Eiweißkristalle und Eiweißgebilde im Plasma und Zellsaft. 3. Protëinkörner. 4. Stachelkugeln der Characeen. 5. Einschlüsse der Chromatophoren. 6. Florideenstärke. 7. Paramylum. 8. Fukosanblasen. 9. Leukosin. 10. Zellulosekörner. 11. Zellulinkörner. 12. Fibrosinkörper. 13. Elaeoplasten und Ölkörper. 14. Die Filargebilde der Moose. 15. Irisierende Platten und Kugeln in Meeresalgen. 16. Augenfleck. 17. Sogen. Schleimvakuolen. 18. Gerbstoffblasen. 19. Volutin. 20. Künstliche Füllungen. — Autoren- und Sachregister.

**Die Naturwissenschaften.** 1924, Nr. 3: . . . Dieses vortreffliche Werk wird allen denen ein treuer Freund und Berater sein, die das Leben der Pflanzen wissenschaftlich durchforschen und praktische Fragen über die Beschaffenheit der Lebensmittel aus dem Pflanzenreiche zu beantworten haben. A. Nestler, Prag.

**Berichte über d. ges. Physiologie.** Bd. 18, Heft 5/6: . . . ein unentbehrlicher Ratgeber in botanischen, pharmazeutischen, chemischen und anderen Laboratorien. . . . .
Dörries, Berlin-Zehlendorf.

**Naturwissenschaftliche Wochenschrift.** 1922, Nr. 14: . . . Es ist kaum notwendig, darauf hinzuweisen, wie nützlich, ja unentbehrlich das Molischsche Buch ist, für den Botaniker sowohl wie für alle, die sich mit Pflanzenstoffen beschäftigen müssen, also für den Apotheker, den Nahrungsmitteluntersucher und den Chemiker.
Miehe, Berlin.

**Biologisches Zentralblatt.** 1922, Nr. 2: . . . Tatsächlich hat sich das Buch in zahlreichen Laboratorien bei täglicher Benutzung immer bewährt und der mikrochemischen Forschung einen noch gar nicht abzusehenden Anstoß gegeben.
E. G. Pringsheim, Dahlem.

**Zeitschrift für Botanik.** 1922, Heft 1: . . . Molisch wendet sich besonders an den Pflanzenanatomen und bietet eine schätzenswerte Ergänzung zu dem von Strasburger begründeten allbekannten Handbuch. . . . Czapek.

---

*Die mit * versehenen Preise ermäßigen sich bis auf Widerruf um 10%.*

*Verlag von Gustav Fischer in Jena*

# Biochemie der Pflanzen

Von

Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**

weil. o. ö. Prof. an der Universität Leipzig

**Dritte, unveränderte Auflage / Drei Bände**

**Erster Band.** Mit 9 Abbild. im Text. XIX, 828 S. gr.8° 1922 Rmk 18.—*, geb. 20.—*

Inhalt: **Geschichtliche Einleitung. — Allgemeine Biochemie.** 1. Das Substrat der chemischen Vorgänge im lebenden Organismus. 2. Die chemischen Reaktionen im lebenden Pflanzenorganismus. 3. Chemische Reizwirkungen. — **Spezielle Biochemie.** I. Teil: Die Saccharide im Stoffwechsel der Pflanze. 4. Chemische Anpassungs- und Vererbungserscheinungen. 5. Die pflanzlichen Zuckerarten. a) *Die Saccharide im Stoffwechsel der niederen Pflanzen:* 6. Zucker- und Kohlenhydrate bei Pilzen und Bakterien. 7. Die Resorption von Zucker und Kohlenhydraten durch Pilze und Bakterien. 8. Die Kohlenstoffassimilation und Zuckerbildung bei Pilzen und Bakterien. 9. Der Kohlenhydratstoffwechsel der Algen. b) *Die Saccharide im Stoffwechsel der Blütenpflanzen:* 10. Die Reservekohlenhydrate der Samen. 11. Die Resorption von Zucker und Kohlenhydraten bei keimenden Samen. 12. Die Bildung der Reservekohlenhydrate im Samen. 13. Der Kohlenhydratstoffwechsel unterirdischer Speicherorgane. 14. Der Kohlenhydratstoffwechsel in Sproßorganen und Laubknospen. 15. Der Kohlenhydratstoffwechsel der Laubblätter. 16. Der Kohlenhydratstoffwechsel im Fortpflanzungssystem. 17. Der Kohlenhydratstoffwechsel bei phanerogamen Parasiten und Saprophyten. 18. Resorption von Kohlenstoffverbindungen durch Wurzeln und Blätter von Phanerogamen. 19. Sekretion von Zucker und Kohlehydraten. c) *Die photochemische Zuckersynthese in der Pflanze:* 20. Kohlensäureverarbeitung und Zuckersynthese im Chlorophyllkorn. d) *Die Saccharide als Skelettsubstanzen des Pflanzenkörpers:* 21. Das Zellhautgerüst der Pflanzen. / II Teil: Die Lipoide im Stoffwechsel der Pflanze. a) *Nahrungslipoide:* 22. Das Reservefett der Samen. 23. Die Resorption der Fette bei der Samenkeimung. 24. Die Fettbildung in reifenden Samen und Früchten. 25. Reservefett in Achsenorganen und Laubblättern. 26. Fett als Reservestoff bei Tallophyten, Moosen, Farnen und Pollenkörnern. b) *Cytolipoide:* 27. Die pflanzlichen Lecithide (Phospholipoide). 28. Pflanzliche Cerebroside. 29. Die Sterinolipoide der Pflanzen. 30. Pflanzliche Chromolipoide. 31. Die Produktion von Wachs (Cerolipoiden) bei Pflanzen.

**Zweiter Band.** XII, 541 S. gr.8° 1925 Rmk 18.—*, geb. 20.—*

Inhalt: **Spezielle Biochemie.** (Fortsetzung des assimilatorischen Stoffwechsels.) III. Teil: Die Proteide im pflanzlichen Stoffwechsel. 1. Allgemeine Biochemie der pflanzlichen Eiweißstoffe. 2. Die Proteide im Stoffwechsel der niederen Pflanzen. 3. Die Proteide im Stoffwechsel der Blütenpflanzen. / IV. Teil: Die Mineralstoffe im pflanzlichen Stoffwechsel. 1. Die Mineralstoffe im Stoffwechsel der niederen Pflanzen. 2. Die Mineralstoffe im Stoffwechsel der Blütenpflanzen. / Anhang: Methodische Hinweise.

**Dritter Band.** IX, 852 S. gr.8° 1925 Rmk 27.—*, geb. 30.—*

Inhalt: **Spezielle Biochemie.** (Der dissimilatorische Stoffwechsel.) V. Teil: Die Atmungsvorgänge im Pflanzenorganismus. 1. Sauerstoffatmung. 2. Die anaërobe Atmung. / VI. Teil: Stickstoffhaltige Ausscheidungsprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels. / VII. Teil: Die stickstoffreien cyclischen Kohlenstoffverbindungen im Stoffwechsel der Pflanzen. 1. Die stickstoffreien Stoffwechsel-Endprodukte bei niederen Pflanzen. / Nachträge, Ergänzungen und Berichtigungen. Sachregister für Band 1—3.

**Pharmazeutische Zeitung,** 1920, Nr. 87: Die hohe Bedeutung dieses schon durch seine frühere Auflage klassisch gewordenen Werkes liegt in seiner Vielseitigkeit, denn es ist nicht nur für den Botaniker jeder Disziplin ein unumgänglich nötiges Handbuch, sondern bleibt im gleichen Sinne auch für den Pharmazeuten, Chemiker, Biologen und Zoophysiologen eine conditio sine qua non für seine Arbeiten. . . . Das Werk ist vorzüglich ausgestattet, und sein Preis ist bei den immensen Herstellungskosten ein äußerst geringer. Dr. R. Muschler.